

# 東北地方の落葉広葉樹林の多様性維持メカニズムの 解明とその再生プログラムの構築

著者	清和 研二
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10097/39763">http://hdl.handle.net/10097/39763</a>



東北地方の落葉広葉樹林の  
多様性維持メカニズムの解明とその再生プログラムの構築

17380087

平成17年度－平成19年度科学研究費補助金  
(基盤研究 (B)) 研究成果報告書

平成20年 5月

研究代表者 清和 研二

東北大学大学院農学研究科教授

---

東北地方の落葉広葉樹林の  
多様性維持メカニズムの解明とその再生プログラムの構築

---

17380087

平成17年度-平成19年度科学研究費補助金  
(基盤研究 (B)) 研究成果報告書

平成20年5月

研究代表者 清和 研二  
東北大学大学院農学研究科教授

〈はしがき〉

東北地方では戦前まで種多様に富む天然林がみられ、多面的な環境保全機能が維持されるとともに、木材や薪炭の生産・山菜・狩猟などを通じて人々の生産活動や生活文化を密接に支えてきた。しかし、高度成長期以降、天然林は過度の伐採で断片化が進み、さらに拡大造林により種の多様性が急激に減少した。急激に孤立した天然林では遺伝的多様性の減少を招き、単純化された人工林は手入れ不足で荒廃し経済林としての機能も低下している。一方、多様な種で構成される天然林は、近年、環境教育の場や景観保全の場としての使命も担ってきており、環境保全機能も期待されている。さらに、東北地方の森林の活用で忘れてならないのは良質な広葉樹などの木材の持続的生産であり、山間地の経済的自立性を高める上で最も重要な課題である。したがって、東北の森林においては、多様性の回復と持続的な広葉樹生産プログラムの構築が不可欠である。

本研究は、本地域の森林の種多様性回復と良質広葉樹生産を大きな目標とし、まず、自然度の高い天然林でその多様性維持メカニズムを明らかにした。さらに、多様性の最も減少したスギ人工林で種多様性回復の方法論を確立するため種々の操作実験や実態調査を行い様々な角度から多様性復元の可能性を探った。以上のように本研究は有用広葉樹の持続的生産をも担える森林に転換していくための森林管理上の基礎的知見を得ることを目的とし、3年間の研究を行なった。

## 研究組織

研究代表者：清和研二	(東北大学大学院農学研究科 教授)
研究分担者：陶山佳久	(東北大学大学院農学研究科 准教授)
研究分担者：小山浩正	(山形大学農学部 准教授)
研究分担者：杉田久志	(独立行政法人森林総合研究所東北支所 チーム長 (研究職))
研究協力者：上野直人	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：江藤幸乃	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：山崎実希	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：寺原幹夫	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：今治亜弥	(東北大学大学院農学研究科)



研究協力者：安藤真理子	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：長谷川陽一	(東北大学大学院農学研究科)
研究協力者：菅野 洋	((株)宮城環境保全研究所)
研究協力者：富田瑞樹	(東京情報大学 講師)
研究協力者：斎藤智之	(独立行政法人森林総合研究所)
研究協力者：木村 恵	(東京大学大学院農学研究科)
研究協力者：佐橋憲生	(独立行政法人森林総合研究所 森林微生物研究領域 微生物生態研究室長)
研究協力者：岩本 晋	(協和発酵工業株式会社)

## 交付決定額（配分額）

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
平成 17 年度	6,000,000	0	6,000,000
平成 18 年度	4,200,000	0	4,200,000
平成 19 年度	4,200,000	1,260,000	5,460,000
総計	14,400,000	1,260,000	15,660,000

## 研究発表

### (1) 雑誌論文

- Seiwa K, Kikuzawa K, Kadowaki T, Akasaka S, Ueno N. (2006) Shoot life span in relation to successional status in deciduous broad-leaved tree species in a temperate forest. *New Phytologist* 169: 537-548.
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. (2006) Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: an isotopic ( $^{15}\text{N}$ ) assessment. *Annals of Botany* 98: 657-663.
- Etsuko Utsugi, Hiroshi Kanno, Naoto Ueno, Mizuki Tomita, Tomoyuki Saitoh, Megumi Kimura, Kenich Kanou and Kenji Seiwa (2006) Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: effects of thinning and distance from neighboring hardwood forests. *Forest Ecology and Management* 237:15-28.
- Ueno N, Kanno H, Seiwa K (2006) Sexual differences in shoot and leaf dynamics in a dioecious tree, *Salix sachalinensis*. *Canadian Journal of Botany* 84: 1852-1859.
- Seiwa K. (2007) Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broad-leaved trees in a temperate forest. *Annals of Botany* 99: 537-544.
- Ueno N, Suyama Y, Seiwa K (2007) What makes the sex ratio female-biased in the dioecious tree *Salix sachalinensis*? *Journal of Ecology* 95: 951-959.
- Seiwa K, Tozawa M, Ueno N, (2008) Roles of cottony hairs in directed seed dispersal in riparian willows. *Plant Ecology* (in press)
- Seiwa, K. Tamura, et al. (2008) Pathogen attack and spatial patterns of juvenile mortality and growth in a temperate tree, *Prunus grayana*. *Canadian Journal of Forest Research* (in press)
- 安藤真理子・清和研二 (2007) 冷温帯落葉広葉樹の種子発芽に及ぼす光質と変温の影響. 複合生態フィールド教育研究センター報告. 23 : 23-30

## (2) 学会発表

- Suyama, Y., K. Maruyama, M. Tomita, M. Takahashi and K. Seiwa (2005) Population dynamics of seedlings of *Fagus crenata* revealed by parentage analysis with microsatellite DNA. Abstracts: The Ecological Society of America 90th Annual Meeting held jointly with the IX International Congress of Ecology. August 7-12, 2005, Montreal, Quebec, Canada. 621
- T. Igarashi, N. Ueno and K. Seiwa (2007) Hydrochorous seed dispersal in a riparian tree, *Pterocarya rhoifolia*: seed dispersal distance, seedling establishment, and spatial distribution. Seed Ecology II: The 2nd international society for seed science meeting on seeds and the environment. Conference proceedings, pp 34. Sep 1-6, 2007. Perth (Australia)
- K. Seiwa (2007) Importance of timing of seed germination and seed size in the establishment of tree species in a temperate deciduous broad-leaved forest. Seed Ecology II: The 2nd international society for seed science meeting on seeds and the environment. Conference proceedings, pp 79. Sep 1-6, 2007. Perth (Australia)
- M. Yamazaki, S. Iwamoto and K. Seiwa (2007) Distance- and density- dependent seedling mortality caused by several fungal pathogens in a temperate forest. Seed Ecology II: The 2nd international society for seed science meeting on seeds and the environment. Conference proceedings, pp 101. Sep 1-6, 2007. Perth (Australia)
- 清和研二 (2005) 発芽を制御する環境因子に対する種子と実生の応答. 第 37 回種生物学シンポジウムプログラム・講演要旨集 シ1-1
- 清和研二 (2005) 冷温帯落葉広葉樹林の個体群・群集動態に及ぼす発芽タイミングの影響. 第 37 回種生物学シンポジウムプログラム・講演要旨集 シ1-13~16
- 山崎実希・清和研二 (2005) 母樹からの距離と発芽タイミングが実生の生存に及ぼす影響. 第 37 回種生物学シンポジウムプログラム・講演要旨集 P-9
- 陶山佳久・丸山 薫・富田瑞樹・高橋 誠・清和研二 (2005) マイクロサテライト分析による親子特定技術を利用したブナ実生個体群の動態解析. 第 7 回日本進化学会大会プログラム・講演要旨集 135
- 江藤幸乃・加納研一・清和研二 (2005) スギ人工林における強度間伐が樹木種の多様性回復に

及ぼす影響について. 東北森林科学会 第10回大会講演要旨集 28

戸澤宗孝・上野直人・木村 恵・山崎実希・丸山 薫・加納研一・清和研二 (2006) 河畔性ヤナギの種子散布における綿毛の定着適地検出機能. 第53回日本生態学会大会講演要旨集 197

今治安弥・寺原幹生・山崎実希・長谷川陽一・清和研二 (2006) 落葉広葉樹林におけるクリとミズナラの生育段階にともなう空間分布パターンの変化. 第53回日本生態学会大会講演要旨集 333

山崎実希・岩本 晋・市原 優・清和研二 (2006) 落葉広葉樹の実生の定着を阻害する *Colletotrichum* 属菌の病原性と種特異性の検証. 第53回日本生態学会大会講演要旨集 244

清和研二 (2007) 落葉広葉樹実生の成長と生存のトレードオフ関係. 第54回日本生態学会大会講演要旨集 189p

今治安弥・酒井暁子・上里季悠・松木佐和子・清和研二 (2007) 落葉広葉樹実生における成長・防御・貯蔵内のトレード・オフ関係. 第54回日本生態学会大会講演要旨集 235p

山崎実希・岩本 晋・市原 優・清和研二 (2007) 同種成木下における病原菌による実生の高い死亡率 —落葉広葉樹3種の植替え試験—. 第54回日本生態学会大会講演要旨集 288p

五十嵐知宏・上野直人・清和研二 (2007) 河川によるサワグルミ種子の散布と実生の定着. 第54回日本生態学会大会講演要旨集 304p

長谷川陽一・陶山佳久・清和研二 (2007) クリ花粉一粒ずつのマイクロサテライト分析による花粉流動解析. 第54回日本生態学会大会講演要旨集 113p

安藤真理子・清和研二 (2007) R/FR 比と変温はどちらが種子発芽に重要か? 第118回日本森林学会大会学術講演集 P3h30 (743p)

滝谷美香・梅木清・八坂道泰・渡辺一郎・大野泰之・清和研二 (2008) 北海道のカラマツ人工林の現況と収穫予測. 第119回日本森林学会大会学術講演集 526p

山崎実希・清和研二 (2008) ミズキの生育段階に伴う空間分布パターンの変化 —母樹からの距離依存的な病害の影響—. 第55回日本生態学会大会講演要旨集 P1-083

安藤真理子・清和研二 (2008) 落葉広葉樹数種の種子発芽におけるギャップ検出機能—R/FR 比と変温の相対的重要性—. 第55回日本生態学会大会講演要旨集 P2-076

清和研二 (2008) 温帯林における実生の成長と生存のトレードオフ —発芽タイミングの重要性—. 第55回日本生態学会大会講演要旨集 P2-092

### (3) 図書

清和研二 森林の遷移、中村太・小池孝良編、森林の科学、朝倉書店、54-59、東京 2005.

清和研二「植物」森林フィールドサイエンス（全国大学演習林協議会編）、朝倉書店、60-66、  
2006.

清和研二（2008）種子のサイズと実生の成長パターン．「森の芽生えの生態学」正木隆編，文一  
総合出版：65-86

### 研究成果による産業財産権の出願・取得状況

なし

## 研究成果

### 1. 無機環境要因が実生・稚樹の分布や種多様性に与える影響の解析

種多様性に富む広葉樹天然林に設定した大面積試験地（6ha）を 600 個の 10m x 10m の方形区に区分し、それぞれの水分、栄養塩（N）濃度、光量、リター量、ササ、低木の被度など無機環境の調査を行なった。さらにこれらのデータを用いて、種多様性に関与する複数の要因の解析を同時に行った。田村による地形区分を行い、水分と栄養塩濃度（N）など多くの要因が地形に有為な関連性を示すことが明らかになった。多様性には幾分かの地形依存性があり、重要な要因であることが示唆された。さらに、これらの環境要因が実生・稚樹の分布や種多様性に与える影響を SEM（構造方程式モデル）などを用いて解析した。その結果、実生・稚樹の分布や種多様性にはリター量、ササ、低木の被度などの要因が水分、栄養塩（N）濃度、光量などより大きく作用していることが明らかになった。

### 2. ウワミズザクラにおける病原菌の攻撃と実生・稚樹の成長・生存の空間パターン

(Pathogen attack and spatial patterns of juvenile mortality and growth in temperate tree, *Prunus grayana*)

ブナ林の主要構成種であるブナ、ウワミズザクラにおいて Janzen-Connell メカニズムが作用していることを野外調査から明らかにした。ブナ、ウワミズザクラの種子・実生また稚樹においてネズミや病原菌による密度依存的・母樹からの距離依存的な死亡が見られた。ウワミズザクラでは、母樹から遠い所ほど稚樹の成長も良く、したがって親個体から離散的に分布し、Janzen-Connell メカニズムが種多様性を高めていることが示唆された。また、ウワミズザクラの実生を枯らす種特異的な病原菌を見だし、この菌の稚樹に対する長期間の加害が J-C メカニズムに大きく作用していることが示唆された。

### 3. 冷温帯落葉広葉樹 8 種における実生の病原菌による距離・密度依存的死亡

(Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several disease in eight tree species co-occurring in a temperate forest)

日本の英温帯の落葉広葉樹林の主要構成種であるブナ、ミズナラ、クリ、アオダモ、ミズキ、イタヤカエデ、ホオノキ、ウワミズザクラにおいて Janzen-Connell メカニズムが作用しているこ

とを野外播種試験から明らかにした。これら 8 種中 6 種において、実生のネズミや病原菌による密度依存的・母樹からの距離依存的な死亡が見られた。同所的に共存する多くの種において、Janzen-Connell メカニズムが機能し、種多様性を高めていることが示唆された。また、多くの種の実生を枯らす病原菌には種特異性が示唆された。

#### 4. 温帯林における落葉広葉樹実生の成長と生存のトレードオフ

(Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest)

山地播種試験で調べた落葉広葉樹 5 種の間には、実生の成長率と生存率の間にきれいなトレードオフ関係が見られた。相対成長率として個体重 ( $RGR_w$ ) と 苗高 ( $RGR_h$ ) いずれの場合でも有意なトレードオフ関係が見られた。ミズナラやイタヤカエデの林内での生存率は高いが大ギャップでの相対成長率は低い。一方、シラカンバやケヤマハンノキは大ギャップでは勢い良く成長するが林冠下での生存率は極めて低くなった。したがって、一つの森林内に大小のギャップが混在するような環境ではこのような複数種が共存できることになる。このようなトレードオフ関係が種多様性を導くという考えは熱帯林では近年注目されているが、温帯林での検証例はほとんどない。このモデルは、その成立機構も含めて今注目され始めている。

#### 5. 遷移系列の異なる落葉広葉樹のシュートの寿命 —器官の寿命から見たニッチェ分化—

(Shoot lifespan in relation to successional status in deciduous broad-leaved tree species in a temperate forest)

落葉広葉樹の葉の寿命の長短は生育場所の資源量に対応し、様々な環境に適した葉の寿命のパラッキはニッチェの分化に対応し、多種共存系を創出すると言われている。本研究は落葉広葉樹 15 種のシュートの寿命もまたハビタットの資源量に依存することを明らかにし、資源獲得器官の寿命からニッチェ分化に応じて種多様性が導かれることを明らかにした。

#### 6. 日本の針葉樹人工林における落葉広葉樹の侵入：間伐と隣接広葉樹林からの距離の効果

(Hardwood recruitment into conifer plantation: effects of thinning and distance from neighbouring hardwood forests)

スギ人工林に侵入する落葉広葉樹の個体数・種数・種多様性は隣接する広葉樹林からの距離にもなって減少した。いわゆる林縁効果が見られた。しかし、この効果は間伐によって消滅し、間伐の有効性が示唆された。

#### 7. スギ人工林における前植生と地位が更新樹種の組成に及ぼす影響

(Effects of previous forest types and site conditions on species composition and abundance of naturally regenerated trees in young *Cryptomeria japonica* plantation in northern Japan)

山形地方のスギ人工林における更新樹種の組成は前植生や林分の施業履歴が大きく影響していることを明らかにした。また、アカマツの侵入には地位が大きな影響を及ぼすことが明らかになった。

#### 8. 広葉樹の生育に適したスギ人工林の密度管理—光環境を指標として—

光環境を指標として広葉樹の生育に適したスギ人工林の密度管理システムを提出した。疎仕立て (Ry 指数が 0.5–0.6 の範囲) で密度管理をすることが広葉樹導入に重要であることを明らかにした。

#### 9. 岩手県雫石街の若齢人工林における混成樹の混交歩合と樹種構成

岩手県雫石街の若齢人工林(210 林分)における広葉樹の混交歩合と樹種構成を調べた所、アカマツ二次林を伐採した所で高い多様性を示すことが明らかになった。

#### 10. 混交林化した人工林の実態と取り扱い

共同研究者の一人が主催し、代表者も参加した東北森林科学会で林学会でおこなったテーマ別セッション「混交林化した人工林の実態と取り扱い」について発表要旨を掲載した。



落葉広葉樹老齡林における  
微小スケールでの環境の違いが  
群集構造に与える影響

# 第1章 緒論

近年炭酸ガス固定機能や水源涵養機能など森林の持つ多面的機能の発揮が求められており、そのためには安定性の高い森林生態系の維持・回復が必要とされている。生態系の安定性には種多様性が深く関わっており (Tilman *et al.* 1996)、種多様性維持機構の解明が不可欠である。森林における種多様性維持機構に関する仮説は熱帯や温帯において提唱され実証されつつあり (Hubbell 2001; Wright 2002)、主なものとしてはニッチェ分化仮説や中規模攪乱仮説、中立説、Janzen-Connell 仮説などがある。

ニッチェ分化仮説は、ヘテロな環境下では生態的な地位 (ニッチェ) を分けあう様々な種が共存でき、それによって種多様性が生じるとする仮説である (Tilman 1982; Tokeshi 1999)。近年この仮説について実証的な研究が精力的に行われ、多様な立地環境の存在が樹木種の多様性に影響を与えることが明らかになってきた (Clark *et al.* 1999; Pitman *et al.* 1999; Svenning 1999; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003a)。特に、尾根から谷にかけての地形勾配に沿った土壌条件の違いは樹木種の分布に大きく影響することが知られている (Lieberman *et al.* 1985; Kahn 1987; Basnet 1992; Tuomisto *et al.* 1994; Ruokolainen *et al.* 1997; Clark *et al.* 1999; Svenning 1999; Harms *et al.* 2001; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003a; Tuomisto *et al.* 2003b)。地球上の、多くの森林は山地に成立しているか、または平地でも多少の地形勾配が見られる場合がほとんどであり、傾斜や凹凸といった地形依存的な要因の違いが局所スケールでの群集構造決定に対して大きく寄与していると考えられる。地形に関する要因と群集構造との関係について調べたこれまでの研究にはたとえば Kubota *et al.* (2004)、Valencia *et al.* (2004)、Clark *et al.* (1998)、Hara *et al.* (1996) などがある。しかし、土壌栄養塩・含水率との関係さらには光環境との関係といったように特定の非生物的要因と樹木種の群集構造との関係を扱ったものがほとんどで、複数の要因を統一的に、また同時に扱った例は極めて少ない (Grace & Pugsek 1997; Weiher *et al.* 2004; )。

これまでは、地形や非生物的環境の不均一性が生み出す重層的な環境要因が樹木の群集構造の量的勾配を生むメカニズムを一度に解析することは困難であった。森林群集における生産性や種多様性に与える地形の影響は地形依存的に生じる多くの非生物的環境 (水分・光・リターの厚さなど) の違いによって形成されており、個々の要因の影響度

の違い、すなわち相対的重要度は解析し得なかった。また、操作実験を行うことなしに決定的な非生物的要因を特定するのは困難であった (Tanner *et al.* 1992)。多重共線性の問題があるため重回帰の手法を用いた場合でもこうした相互作用の分析は不可能である。また、回帰分析では一度に1つの目的変数だけしか扱うことができない。しかし、近年発展してきた構造方程式モデリングの手法を用いることでこうした問題を軽減することができる (Grace & Pugsek 1997)。

本研究では宮城県一桧山地域にあるミズナラ・ブナ・クリ・トチノキが優占し起伏に富む落葉広葉樹老齢林に6ha (240m × 250m) の大面積調査区を設置した。この調査区を10m × 10m の微小区画 ( $n=600$ ) に分割し、実生から成木まで全生活史段階を対象に木本種の毎木調査を行った。さらに各微小区画において比高・傾斜角度・斜面方位・凹凸度やリターの厚さ、土壌C含量・土壌N含量・土壌含水率、ギャップの修復段階、下層における高木種の被度・低木種の被度・ササの被度・相対照度を調べた。各微小区画における実生や稚樹の種数・バイオマスがどのような環境要因によって支配されているかをSEM (構造方程式モデリング) や多変量解析の手法を用いて推定し、微小スケールにおける環境要因の違いが群集構造に与える影響を明らかにすることを目的とした。

## 第2章 地形と群集構造・環境要因との関係

### はじめに

樹木の成長や生残は多くの環境要因によって支配され、それにより個々の樹木種の分布が決定し、ひいては群集構造が決定されと考えられる。

これまで、尾根から谷にかけての地形勾配に沿った土壌条件の違いが樹木種の分布に影響するとする研究例が報告されてきた (Lieberman *et al.* 1985; Kahn 1987; Basnet 1992; Tuomisto *et al.* 1994; Ruokolainen *et al.* 1997; Clark *et al.* 1999; Svenning 1999; Harms *et al.* 2001; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003b; Tuomisto *et al.* 2003a)。また、地形の不均一性は熱帯林において多様性・生産性を支配する重要な要因であることが明らかになってきている (e.g. Grubb 1977; Lieberman *et al.* 1985; Baillie *et al.* 1987; Clark *et al.* 1998; Rennolls & Laumonier 2000; Takyu *et al.* 2002)。

樹木の成長や生残・定着に直接的に影響を与える環境要因として土壌栄養塩、土壌水分、光環境、リターの厚さ (Xiong & Nilsson 1999) などがある。たとえば、一般的に尾根では斜面よりも土壌が乾燥しているため (Butler *et al.* 1986; Ishizuka *et al.* 1998; Yanagisawa & Fujita 1999)、多くの記載的な植生学研究では、地形勾配に沿って土壌水分の勾配が生まれていると仮定している (Whittaker 1956; Adams & Anderson 1980; Peet 1981; Newbery *et al.* 1996)。

本調査地は起伏に富んでおり、これらの環境要因は地形依存的に異なると考えられたため、地形の持つ比高・傾斜角度・斜面方位・凹凸度も測定した。また、地形の起伏・形成過程を想定し相対的な位置・傾斜角度の変換線を考慮した田村 (1990) の定義に従って地形分類を行った。

本章では調査地の設定方法について記述し、微小スケールでの環境要因および環境要因に影響を受けると考えられる樹木群集について大面積調査区で統一的・同時に調査を行い、地形との関わりを記載することを目的とした。

# 方法

## 1) 調査地の概況

試験地は奥羽脊梁山脈の主軸を構成する宮城県鬼首盆地の東縁に位置する一桧山・田代県自然環境保全地域に設定した（図1）。当地は国見峠の北に位置する海拔718mのピーク（国見山）を最高峰として、南にのびる稜線を主な分水界とする低山地である。

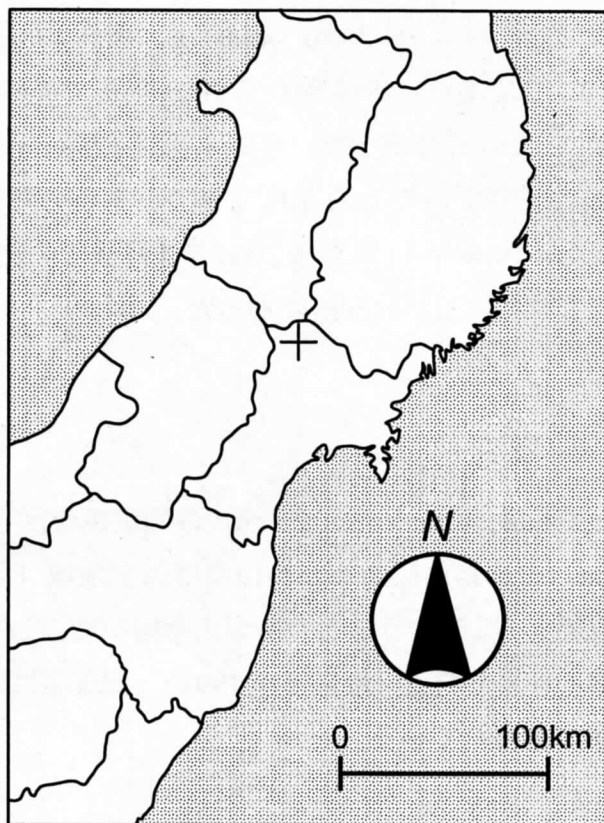


図1 一桧山・田代県自然環境保全地域の位置

一桧山地域は花山村の山地西南部に位置しており、ブナ・ミズナラ・イヌブナなどの大径木をもつ冷温帯落葉広葉樹林とスギ・カラマツ・アカマツ・ヒノキなどの人工林を持つ県有林であり、1955年3月に宮城県が県営指導林として青森営林局から購入した。標高320mから700mの間にある。

1990年から1ヶ年の期間に、宮城県により一桧山・田代県自然環境保全地域の学術調査が行なわれた。地形・地質的特徴の記録、植物相と植生の調査、哺乳類を初め鳥類・魚類・両棲類・昆虫類など動物層の調査に重点が置かれ、結果は「一桧山・田代県自然環境保全地域学術調査報告書」（飯泉ほか1992）にまとめられた。宮城県では一桧山地域約446haと東北大学所管の田代地域約168haをすぐれた自然環境としてその保全を必要とみとめ、

1979 年に一桧山・田代県自然環境保全地域として指定した。

一桧山地域の中で特に自然度の高いブナ林 154ha が特別区として指定されている。いわゆるブナ林帯の下部にある原生的なブナ・イヌブナ林は本県では極めて貴重な自然林として認められたので、現状の自然状態を永く維持するため人為による改変が一切ないよう特別地区に指定されている。本研究ではこの一桧山特別地区内の第 86 林班ほ小班内に調査区を設置した。

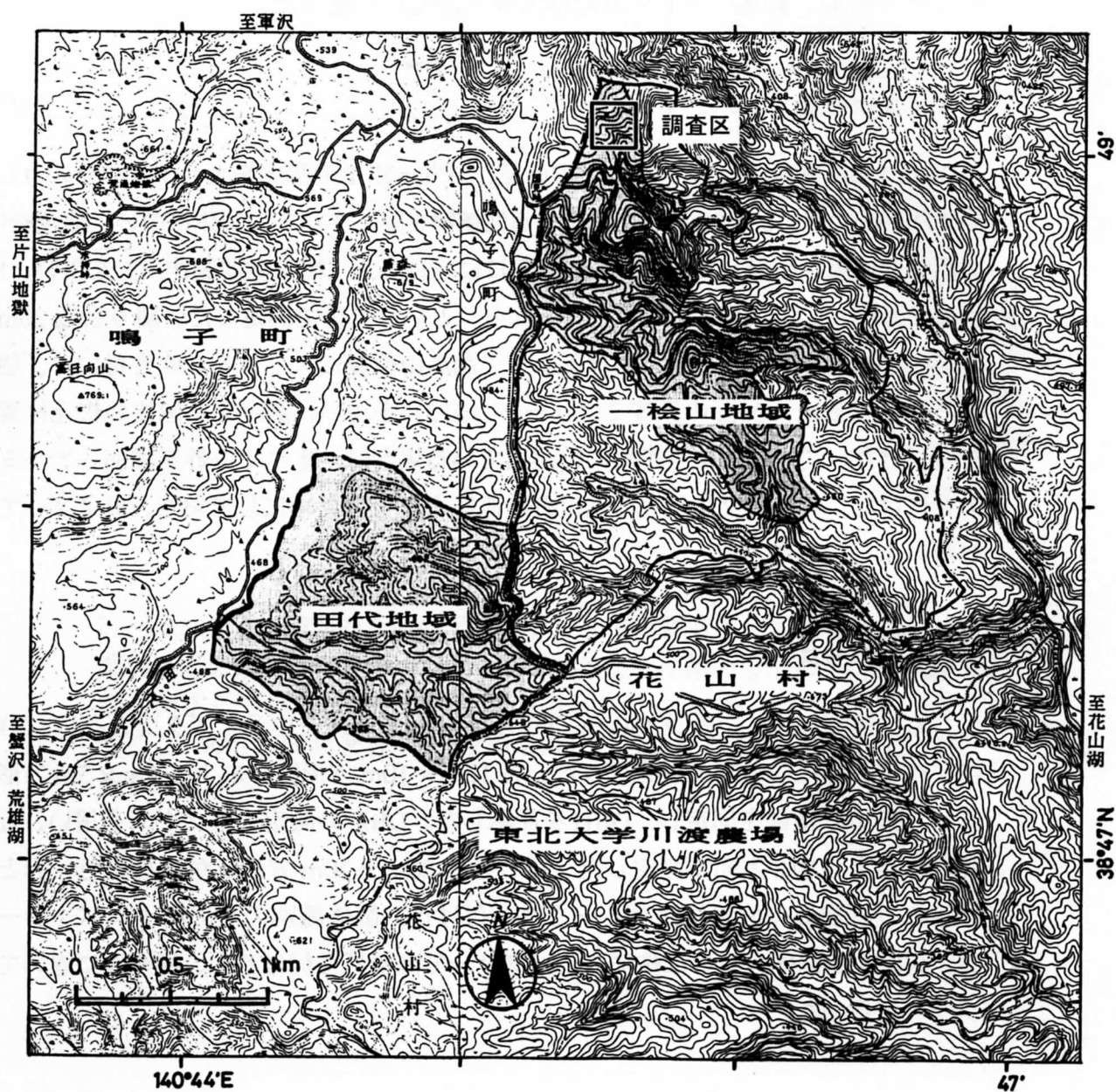
地質は新第三紀中新統の緑色凝灰岩である。調査地から南東約 10km に位置するアメダス川渡気象観測所 ( $38^{\circ}44.6'N$ ,  $140^{\circ}45.6'E$ , 標高 170m) の資料によれば、2003 年の年平均気温は  $10.1^{\circ}C$  であり、1994 年から 2003 年までの平均年間最低気温は  $-10.36^{\circ}C$ 、平均年間最高気温は  $33.67^{\circ}C$  であった。年降水量は 1753mm であった。1979 年から 2000 年までの平年の降雪期間は 11 月から 4 月であり、平年の降雪量では 2 月に最大 46cm を記録している。また、1989 年 11 月から 2004 年 4 月までの記録によれば 2001 年 1 月 5 日に最深積雪が観測されており、116cm であった。

## 2) 試験地の設定

2003 年に、6ha (東西 240m × 南北 250m) の固定調査区を国見山 ( $38^{\circ}49'N$ ,  $140^{\circ}45'E$ , 標高 718m) の南斜面にある一桧山環境保全地域 (県有林) に設置した (図 2)。この地域は大径のブナ・ミズナラなどの落葉広葉樹が優占しており、伐採を示す資料や痕跡はなく原生状態と考えられる (飯泉ほか 1992)。調査区には尾根、沢、谷頭、その中間の斜面などの地形が含まれている。

## 3) 地形測量

2003 年 6 月 9 日から 7 月 8 日までの期間、簡易コンパス (TRACON LS-25、牛方商会) とメジャー (12-50HRW、積水樹脂) で、部分的にはセオドライトも用いて地形測量を行った。方位は磁北ではなく真北を基準にした。調査区を 20m × 20m の方形区に分割し、各格子点には大きな杭を打った。杭はプラスチック製で上部の断面は 7cm × 7cm の正方形であり、打ち込んだときの地上部の高さは約 15cm である。さらに方形区を 4 分割し、各格子点に小さな杭を打った。この杭はプラスチック製のもので、上部の断面は 4.5cm × 4.5cm の正方形であり、打ち込んだときの地上部の高さは約 15cm である。



凡 例	
	普通地区
	特別地区

図2 一桧山・田代県自然環境保全地域と調査区  
飯泉ほか（1992）の図を改変。

### 3) 毎木調査

樹木のサイズクラスを3つに分けそれぞれのサイズに応じて調査面積を変え毎木調査を行った(図4)。和名・学名の表記は大井(1992)に従った。

#### 大サイズクラス

DBH(胸高直径、地上高1.3mでの直径)が5cm以上の個体を大サイズクラスとし、2003年7月23日から10月20日の期間につる性植物を除くすべての個体について樹種を同定し、周囲長と位置を記録した。周囲長の測定には直径巻尺(櫛田度量器制作所)を用い、10cmの目盛を基準にして実際の目盛から10cm引くという方法で測定した。隣り合う20m×20m方形区が異なる色(赤と青)になるように胸高の位置にスプレーを吹き付けた。個体識別のためには2cm×6cmのアルミプレート(図3)を用い、測定する個体の根元位置に釘で打ち付けた。同一個体から複数の幹が出ている場合は、すべての幹を識別しアルミプレートを付けた。アルミプレートの穴は釘の直径よりも大きめにしておき、釘によって固定されないようにした。

#### 中サイズクラス

つる性植物を除く全長>150cm、DBH<5cmの個体を中サイズクラスとし、2004年夏にすべての幹について調査を行った。各10m×10m方形区の右上に5m×5m方形区を設置し(図4)、樹種を同定し、DBHを記録した。DBHの測定にはノギスを用い、互いに直角となるような2方向で測定した。隣り合う20m×20m方形区が異なる色(赤と青)になるように胸高の位置にスプレーを吹き付けた。個体識別のためにナンバーテープを用い、測定する個体あるいは株にステープラーで直接打ち付けるか、幹や枝に巻いてステープラーで留めた。

#### 小サイズクラス

つる性植物を除く全長≤150cmの樹木種を小サイズクラスとし、2004年夏に調査を行った。各10m×10m方形区の中央を基点にして北東方向に2m×2m方形区を設置し(図4)、樹種を同定し、全長を記録した。全長の測定にはコンベックスを用い、幹が曲がっている場合にはコンベックスを幹に沿わせて測定した。個体識別のためにナンバーテープを用い、測定する個体あるいは株にステープラーで直接打ち付けるか、幹や枝に巻いてステープラーで留めた。



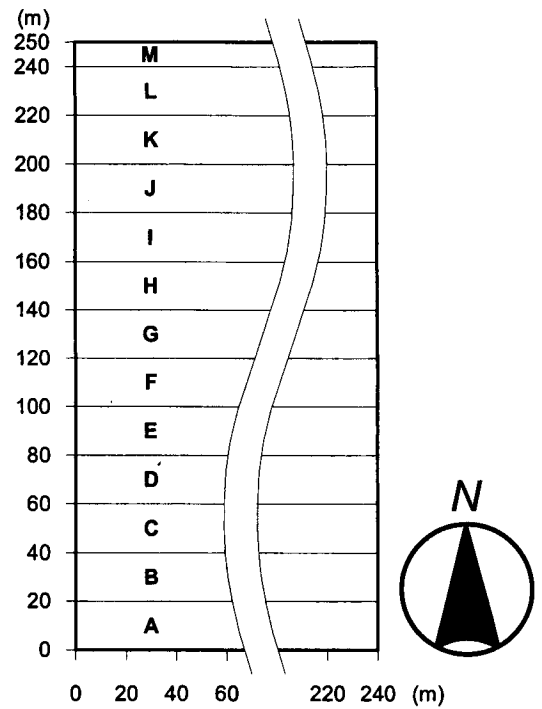
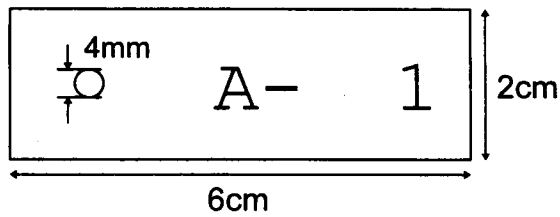


図3 個体識別のためのアルミプレートと調査区における位置  
 識別番号の頭に付くアルファベットは調査区の南端の辺から北向きの距離に対応している。調査区の南端の辺から北に 0-20m の区間を A、同じく 20-40m の区間を B、……220-240m の区間を L、240-250m の区間を M とした。

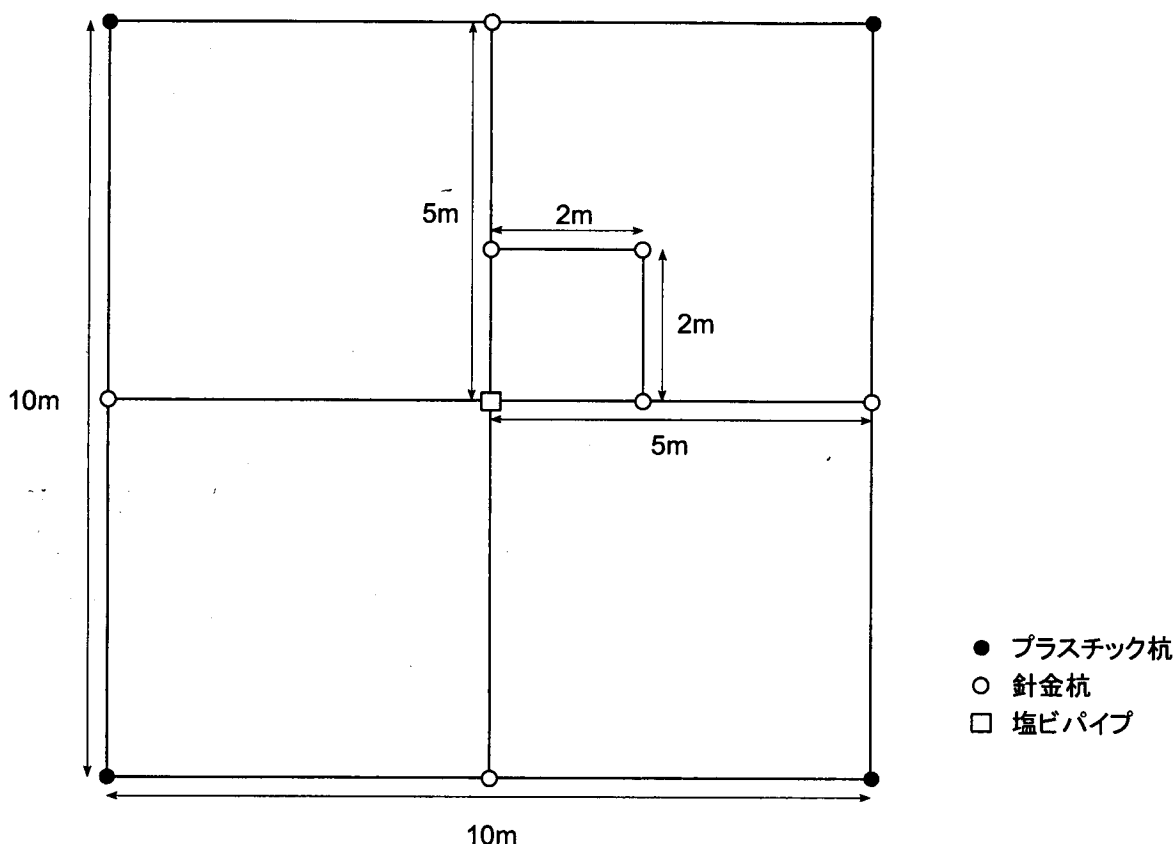


図4 方形区の設定

#### 4) 地形分類

調査区内をくまなく踏査し、対象とする地点の山地における相対的位置・地表の微細な形態・土壌形態・傾斜の変換線などを基準にして地形を分類した。地形分類は田村（1990）の方法に従った（図5）。

本調査では現地踏査を行ない、田村（1990）による以下の8つの分類のうち実際に調査区内に存在する5つを用いて分類した。なお、「頂部平坦面（Crest flat）」「谷底面（Bottomland）」は本調査区には存在しないため、また「水路（Channelway）」には樹木が生育していないため本研究では分類に用いなかった。

**頂部平坦面（Crest flat）** 稜線上にある極めて平坦な地形（傾斜角度数度以下、幅数十m以下）で、その平坦さで頂部斜面からとくに区別される。

**頂部斜面（Crest slope、CS）** 稜線上に普通見られる比較的緩傾斜の部分を目指す。やや凸

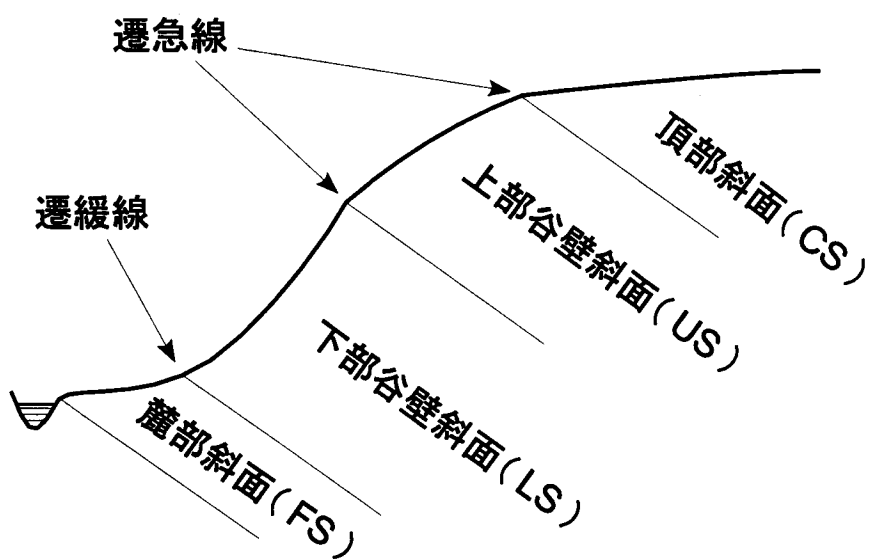
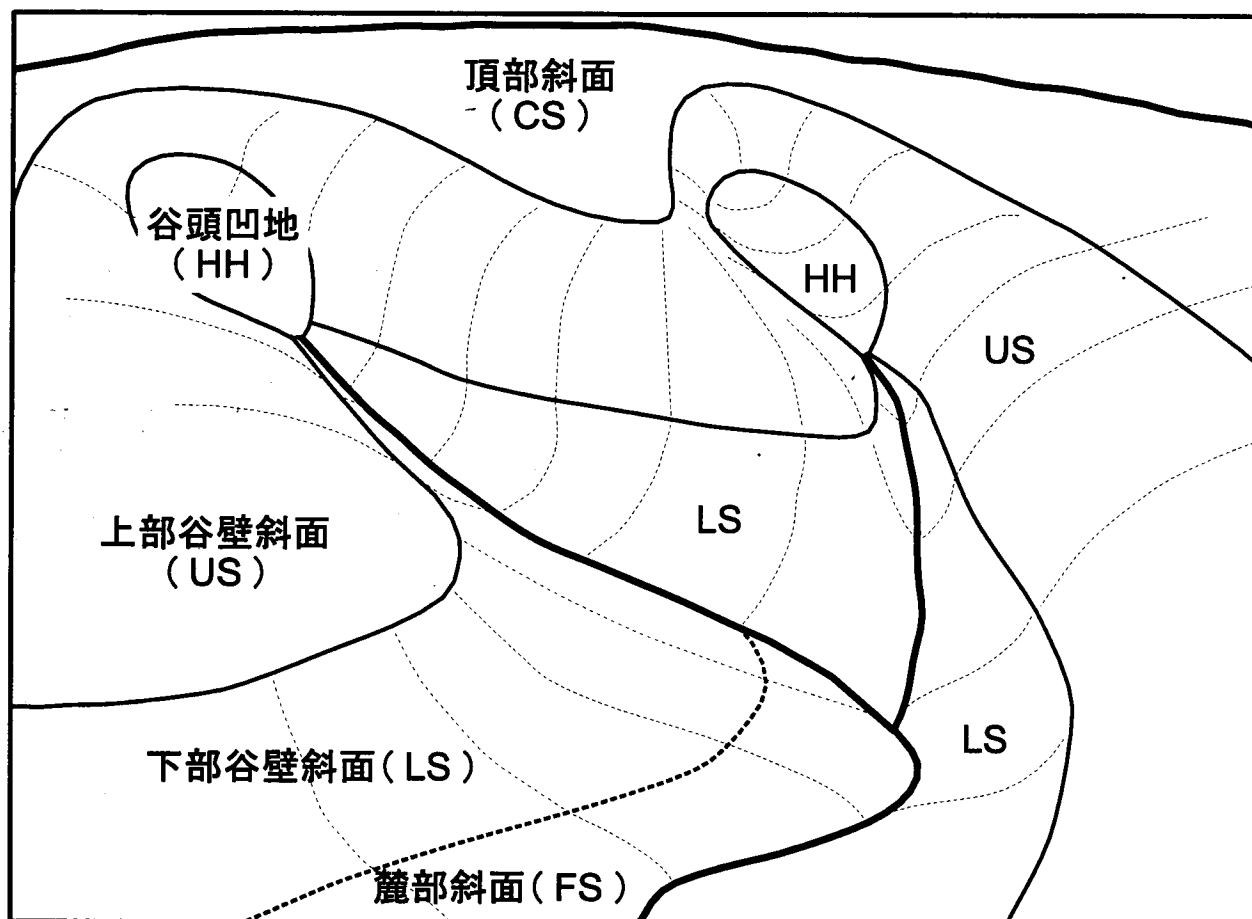


図5 田村 (1990) による地形の分類

型の断面形を示すことが多い。傾斜は、ときに  $25^{\circ}$  程度に達するが、多くは  $15^{\circ}$  程度以下である。下端を凸型の傾斜変換線（遷急線）で区切られる。

**上部谷壁斜面（Upper sideslope、US）** 頂部斜面あるいは頂部平坦面の下方に連なる平面形かほぼ直線上の部分を指す。断面形は直線状ないしやや凸型で、傾斜は頂部斜面より急であるが、下部谷壁斜面より緩やかである。上下端を凸型の遷急線で区切られる。

**下部谷壁斜面（Lower sideslope、LS）** 上部谷壁斜面と麓部斜面、谷底面、水路あるいは谷頭凹地との間に出現し、丘陵斜面中で最も急傾斜の部分となっている。傾斜はしばしば  $30^{\circ}$  を越える。断面はふつう直線状で、ところによりわずかに凹型を示す。上下端をそれぞれ遷急線・遷緩線で区切られ、両方とも（特に前者は）明瞭なことが多い。丘陵斜面のうちで地形変化が最も活発な部分である。これは表層崩壊であることが多い。

**麓部斜面（Footslope、FS）** 下部谷壁斜面の脚部が遷緩線を境に直接谷底面に移行せず、わずかに凹型の断面形をもつ緩傾斜の面が付着することがあり、これを麓部斜面と呼ぶ。堆積性のもの、沖積錐的なもの、削剥性のものなどが含まれる。

**谷頭凹地（Head hollow、HH）** 谷頭急斜面の直下には明らかに谷型の地形でありながら明瞭な水路を欠く部分があり、この最奥部の谷底あるいは凹んだ谷壁を谷頭凹地とよぶ。この微地形単位では土壌の発達が比較的良好で、B 層、C 層あわせて厚さが 1m を越すことも珍しくない。また、頂部斜面や上部谷壁斜面の土壌よりも一般に湿っている。

**水路（Channelway）** 谷頭凹地の下端付近に、数十 cm の幅および深さで突然出現することが多い。水路壁や水路底には、谷頭凹地の匍行・崩積物質が再崩壊・堆積した土層が見られることもあり、それがさらに侵食・除去されて基岩が露出していることもある。

**谷底面（Bottomland）** 水路の両側あるいは片側に出現する。少なくとも横断方向には平坦な微地形で、明らかに流水の侵食・堆積によって形成されたものである。

踏査により調査区内に存在する 5 つ地形区分の境界線を地図上に作図した（図 6A）。分析の際には便宜的に 5m 方形区に各地形区分を割り当て、2 つ以上の地形区分が含まれる 5m × 5m 方形区ではそのうちで最も面積の大きい地形区分をその 5m × 5m 方形区の地形区分として代表させた（図 6B）。また、後述する  $\chi^2$  検定で面積比を用いる際は面積の小

さい下部谷壁斜面・麓部斜面・谷頭凹地をまとめて「斜面下部」として扱った。各地形の面積および全体に占める割合を表1に示した。

表1 各地形の面積と調査区全体に占める割合

地形	各地形の面積(ha)	各地形の面積比(%)
頂部斜面	1.24	20.7
上部谷壁斜面	4.07	67.9
斜面下部	0.69	11.5

## 5) 環境要因の測定

### 傾斜角度・凹凸度・斜面方位

2005年にクリノメータ（SHOWA SOKKI社製）を用いて簡易な測量を行い、いくつかの10m×10m格子の交点における比高を算出した。

各10m×10m方形区における傾斜角度と斜面方位を次の方法で求めた。(1) 東方向をx軸、北方向をy軸とする。(2) 注目する10m×10m方形区の四隅の比高をもとに回帰平面[A]  $h = ax + by + c$  を求める。(3) 傾斜が平面Aと等しく、原点を通る平面[B]を  $h = ax + by$  とする。(4) 平面[B]とXY平面との交線[C]  $y = -(a/b)x$  とXY平面上で直交する直線[D]  $y = (b/a)x$  を求め、この直線と平面[B]が成す角度を最大傾斜角度とする。(5) 直線[D]の係数a, bから得られる  $\theta = \text{atan}(a/b)$  をcos変換し、斜面方位（北向きの度合い・東向きの度合い）を求めた。

各10m×10m方形区における凹凸度を次の方法で求めた。(1) 注目する10m×10m方形区の四隅の比高をもとに各10m×10m方形区の中心における比高を求める。(2) 「凹凸度 = 注目する10m×10m方形区の比高 - 周囲の8プロットの平均比高」とした。

傾斜角度・北向きの度合い・東向きの度合い・凹凸度の分布図の作成にはR（R Development Core Team 2003、バージョン2.0.0）のfilled.contour関数を用いた。

### リターの厚さ

2005年に各10m×10m方形区の中心で根掘りまたは移植ごてを垂直に刺し、0.5cm単位で測定した。

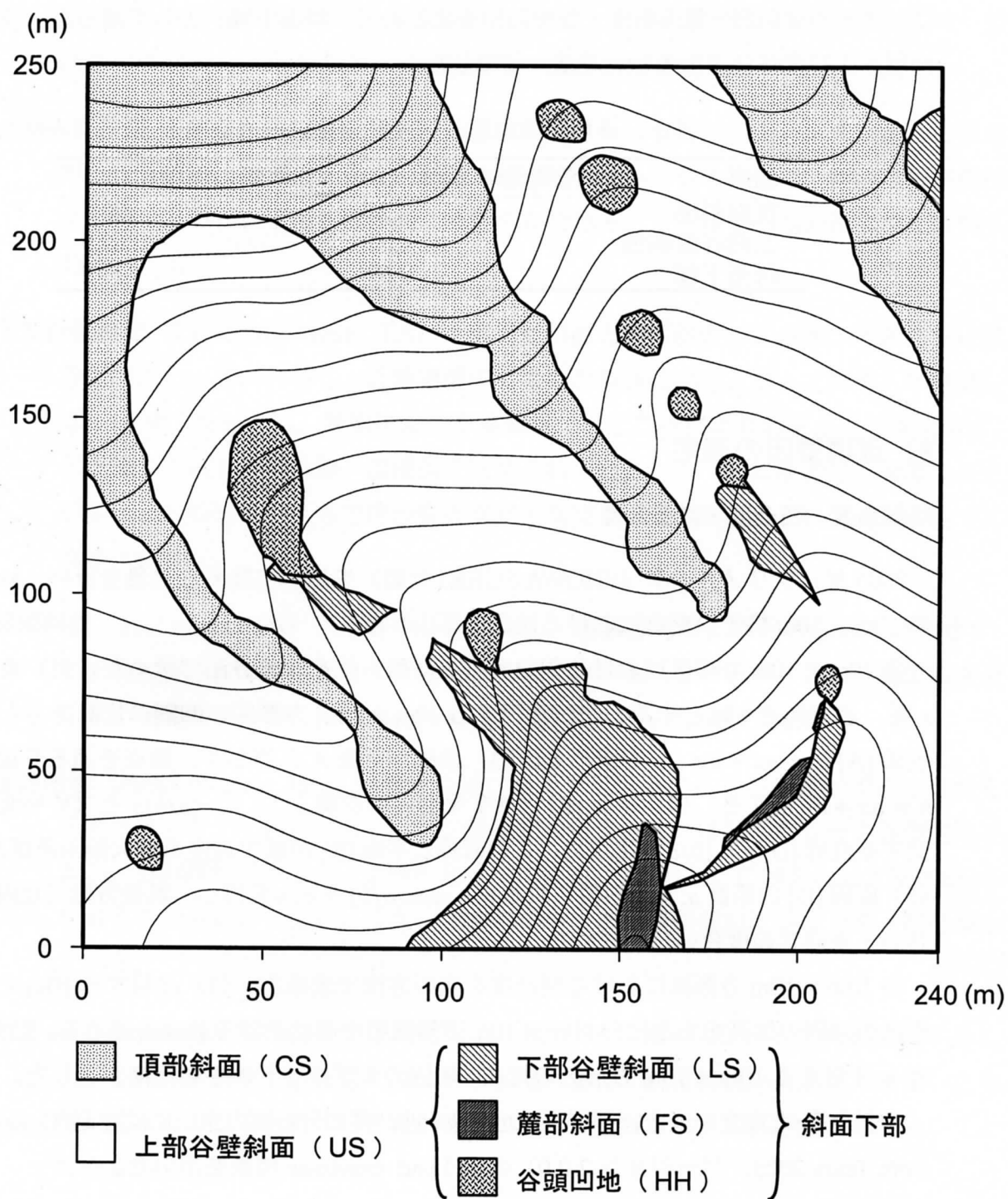


図 6 A 調査区における地形区分

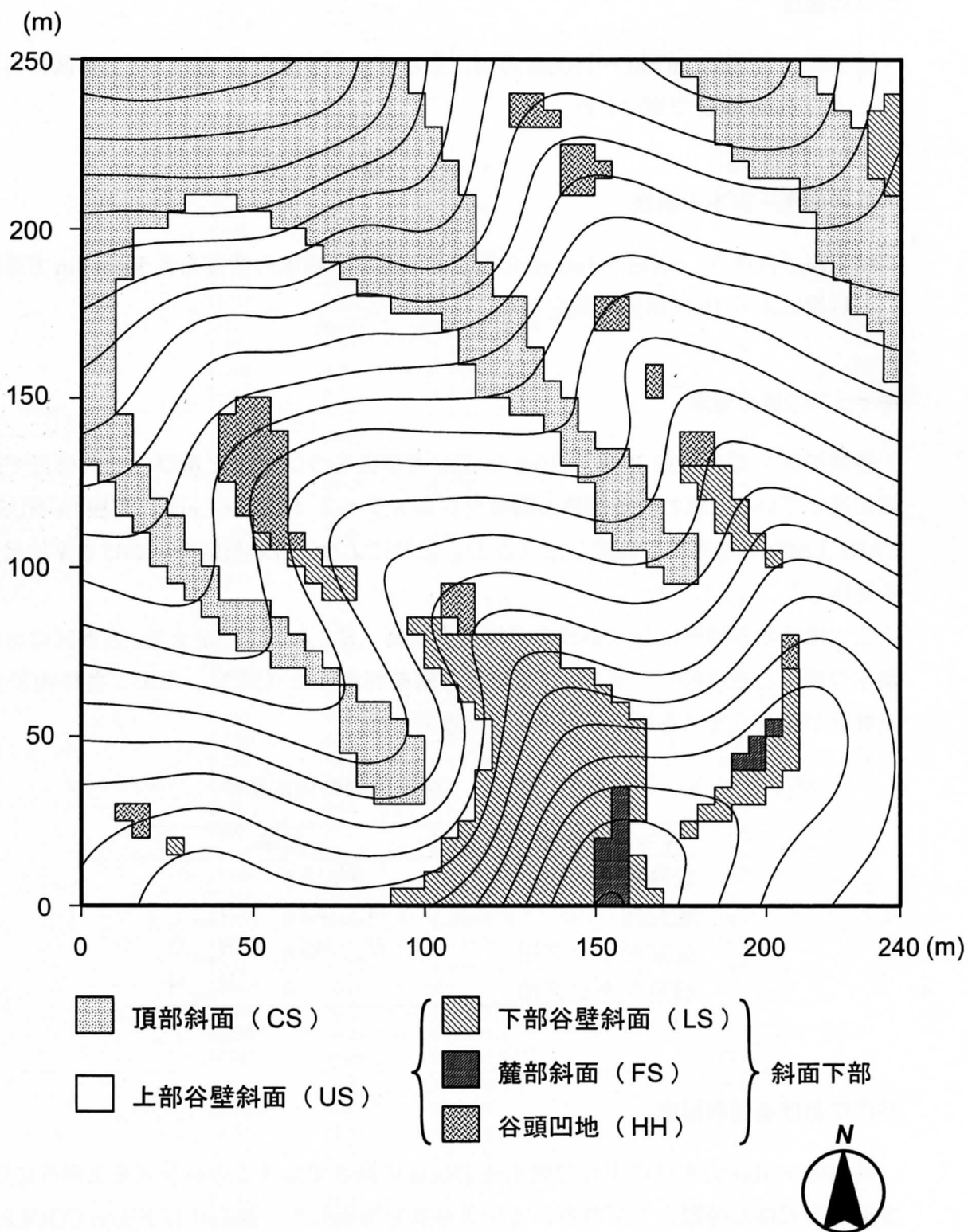


図 6 B 5m 方形区に割り当てた場合の調査区における地形区分

## ササの被度

地上高（自然高）50cm～150cmの層にあるササの被度を各5m×5m方形区において目視により10%単位で測定した。

## 下層の低木・高木の被度

地上高（自然高）50cm～150cmの層にある低木と高木の被度を各5m×5m方形区において目視により10%単位で測定した。

## ギャップの修復段階

各地形区分ごとに約20個の10m×10m方形区をランダムに選び、その付近で最大樹高に達していると思われる個体の樹高をブルメライス（Blume-Leiss、西独JA-NUS社製、CARL LEISS）を用いて測定した（表2）。これにより、各地形区分における平均最大樹高を算出した。

上で求めた各地形区分における平均最大樹高（ $H_{max}$ ）と各5m×5m方形区における更新木の樹高とを比較し、ギャップの修復段階を判定した（表3）。なお、各枠内で5m<sup>2</sup>以上林冠が疎開している場合にギャップと識別した。

表3 ギャップ修復段階の判定基準

ギャップの修復段階	基準
成熟相	$H_{max} \leq h$
建設相	$H_{max}/2 \leq h < H_{max}$
後期ギャップ相	$H_{max}/4 \leq h < H_{max}/2$
初期ギャップ相	$h < H_{max}/4$

## 林床における相対照度

各10m×10m方形区の中で地上高150cmの高さでカメラのレンズを上向きにし、180度撮影が可能な魚眼レンズを用いて全天写真を撮影した。撮影にはNikon COOLPIX 950（デジタルカメラ）とNikon LC-ER1（魚眼レンズ）あるいはNikon COOLPIX 8800（デジタルカメラ）とNikon FC-E9（魚眼レンズ）の組み合わせを用い、カメラは三脚で固定した。また、林冠と空との区別を明確に区別するために曇天でほとんど風のない日時に撮影を行った。



表2 各地形区分における林冠木の樹高

地形	個体 識別番号	20m×20m 方形区	和名	樹高 (m)	平均樹高 (m)
頂部斜面	C-285	8-4	ブナ	14.4	14.43
	D-194	6-6	クリ	13.9	
	E-129	4-8	クリ	11.6	
	F-245	16-10	クリ	17.6	
	G-321	14-12	クリ	15.1	
	H-7	0-14	アカシデ	15.4	
	I-7	0-16	クリ	14.5	
	I-267	12-16	ミズナラ	19.0	
	J-430	22-18	クリ	12.5	
	K-16	0-20	ミズナラ	15.9	
	K-222	6-20	ミズナラ	16.5	
	K-277	8-20	クリ	13.6	
	L-132	2-22	ウリハダカエデ	15.0	
	L-97	2-22	アカマツ	10.4	
	L-190	4-22	ホオノキ	14.9	
	L-212	6-22	ミズナラ	13.1	
	L-255	8-22	ヤマモミジ	16.7	
	L-499	20-22	クリ	12.4	
	M-82	4-24	ミズナラ	11.2	
	M-249	18-24	ミズナラ	14.9	
上部谷壁斜面	A-63	4-0	ブナ	25.6	20.61
	A-284	20-0	アカシデ	12.6	
	B-124	8-2	クリ	12.8	
	C-353	16-4	ブナ	28.2	
	D-11	0-6	ヤマナラシ	20.0	
	D-248	12-6	トチノキ	24.6	
	D-322	22-6	ブナ	21.9	
	E-246	14-8	コナラ	21.6	
	F-34	0-10	アカマツ	13.2	
	F-125	6-10	トチノキ	22.7	
	F-128	6-10	トチノキ	17.8	
	F-278	18-10	ブナ	26.6	
	F-297	20-10	ブナ	29.9	
	G-79	2-12	ミズキ	16.1	
	G-90	2-12	ミズナラ	8.9	
	G-240	12-12	クリ	18.5	
	G-345	18-12	ブナ	33.7	
	H-357	20-14	ミズナラ	19.1	
	I-217	8-16	ミズナラ	14.3	
	J-61	2-18	ハクウンボク	18.3	
	J-342	14-18	イタヤカエデ	19.5	
	J-376	18-18	ブナ	26.0	
	L-308	10-22	ミズナラ	28.8	
	M-198	14-24	ミズナラ	15.2	
	M-287	22-24	ヤマザクラ*	19.4	
斜面下部	A-169	10-0	トチノキ	20.4	26.76
	A-193	12-0	トチノキ	39.9	
	A-196	12-0	トチノキ	38.1	
	A-188	12-0	トチノキ	18.5	
	A-201	14-0	イタヤカエデ	23.1	
	B-243	12-2	トチノキ	18.9	
	B-300	18-2	ブナ	23.7	
	C-302	10-4	ブナ	38.5	
	C-330	12-4	トチノキ	19.6	
	C-355	16-4	ブナ	29.7	
	D-261	14-6	トチノキ	34.2	
	D-259	14-6	ブナ	32.7	
	E-199	6-8	ブナ	26.1	
	E-305	18-8	ブナ	22.3	
	G-124	4-12	トチノキ	20.5	
	G-124	4-12	トチノキ	21.9	

\* 樹種同定が不確定なもの。

Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1992) を用いて、撮影した写真から 1 年間の相対光合成有効光量子密度 (rPPFD: relative Photosynthetic Photon Flux Density、%) を算出した。

## 土壌含水率

2005 年 10 月に雨の降った後晴れの日を 2 日間挟み土壌含水率を測定した。シートプロブ (英 Delta-T Devices 社製 ML2x) を装着した土壌水分計 (大起理化学工業株式会社 DIK-311A) を用い、各 10m × 10m 方形区の中心の塩ビ杭付近の 2 箇所ですり土を除き測定した。2 箇所ですり土した値の差が大きい場合は測定点を適宜増やして測定した。土壌中の孔隙が多い場合には実際の含水率よりも過小評価になってしまうと考えられたため、分析には各 10m × 10m 方形区における測定値の最大値を用いた。

## 土壌の全 C・N 含量

2005 年に各 10m × 10m 方形区の中心付近ですり土を除き地表面から 10cm の深さで、体積にして 1000ml 程度の土壌を採取した。深さ 10cm 未満で B 層が現れた場合は B 層も採取した。直射日光の当たらない場所で風乾したのち乳鉢・乳棒を用いて微粉碎し、CN コーダ (住化分析センター、SUMIGRAPH NC-80S) を用いて C・N それぞれの乾燥度あたりの重量比 (%) を求め、さらに CN 比を算出した。

## 6) 解析方法

### 群集構造と環境要因の地形依存的な違い

田村の地形区分間での群集構造および各環境要因の平均値の違いを検出するために、ノンパラメトリックな手法である Steel-Dwass 検定を用いて分析を行った。

### 田村の地形区分と地形的な要因との関係

測定した多くの地形的な特徴の中から、客観的で再現性が高いと考えられる測定指標判別するため、また田村の地形分類との関係を明らかにするために主成分分析を行った。田村の地形区分・比高・斜面方位 (北向きの度合い・東向きの度合い)・傾斜角度・凹凸度を地形を特徴づける要因として分析を行った。

## 結果

### 毎木調査の結果

6ha の調査区内には 89 種の木本種が存在しており、大サイズクラス（胸高直径 $\geq 5\text{cm}$ ）で見た場合、胸高断面積合計順では上位のものから順にミズナラ・ブナ・クリ・トチノキ・アカシデであった（表 4）。

各  $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区における大サイズクラスの胸高断面積合計および種数の頻度分布の地形区分間の違いを図 7 および図 9 にそれぞれ示した。大サイズクラスのバイオマスは谷沿いで小さくそれよりも相対的に上部にある斜面部分で高くなっており、尾根付近ではバイオマスの大きな方形区は少なく比較的均一な傾向があった（図 8）。種数の分布を示した図 10 を見ると、谷沿いで種数が少なく尾根部分で種数が多くなった。

各  $5\text{m} \times 5\text{m}$  方形区における中サイズクラス（全長 $> 150\text{cm}$ 、胸高直径 $< 5\text{cm}$ ）の胸高断面積合計および種数の頻度分布の地形区分間の違いを図 11 および図 13 にそれぞれ示した。分布図で見た場合、胸高断面積合計は南向き斜面で大きく東向き斜面で小さい傾向が見られ（図 12）、種数に関しても同様の傾向が見られる（図 14）。

各  $2\text{m} \times 2\text{m}$  方形区における小サイズクラス（全長 $\leq 150\text{cm}$ ）の総延長および種数の頻度分布を図 15 および図 17 にそれぞれ示した。分布図で見た場合、総延長は大・中サイズクラスと同様に南向き斜面で大きく東向き斜面で小さい傾向が見られ（図 16）、種数においても同様の傾向が見られた（図 18）。

Steel-Dwass 検定を行った結果、大サイズクラス、中サイズクラス、小サイズクラスともに地形間で有意な違いが見られた（図 19）。概観としてはどのサイズクラスでも斜面下部に比べて上部谷壁斜面と頂部斜面で胸高断面積合計あるいは総延長・種数が多かった。中サイズクラスの種数・小サイズクラスの胸高断面積合計あるいは総延長では上部谷壁斜面で最も高い値を示した。

### 環境要因調査の結果

各  $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区の傾斜角度の頻度分布を地形別に図 20 に示した。さらに傾斜角度の空間分布を図 21 に示した。

各  $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区の北向きの度合いの頻度分布を地形別に図 22 に、その空間分布を図 23 に示した。また、同様に各  $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区の東向きの度合いの頻度分布を地形別に図 24 に、その空間分布を図 25 に示した。分布図から、これらの指数は実際の稜線や沢筋とよく一致していることが分かる。

調査区内の凹凸度の頻度分布を地形別に図 26 に、調査区における空間分布を図 27 に示した。田村の地形区分と分布図を比較すると、斜面下部を大きく越えて凹地形の部分がより比高の高いところまで連なっており、一方凸地形の部分も頂部斜面の範囲を超えて調査区の下端まで伸びていることが分かる。

調査区内のリターの厚さ、林床におけるササの被度・低木の被度・高木の被度の地形別頻度分布と空間分布を図 28・30・32・34 と図 29・31・33・35 にそれぞれ示した。林冠高の頻度分布を地形別に図 36 に、その空間分布を図 37 に示した。林冠高は尾根付近で低く、沢沿いで高いという傾向が見られた。また、各 10m × 10m 方形区におけるギャップ修復段階の頻度分布を地形別に図 38 に、その空間分布を図 39 に示した。沢沿いに 20m<sup>2</sup> ~ 40m<sup>2</sup> ほどの面積を持つ大きなギャップが存在することが分布図により確認できた。

各 10m × 10m 方形区における rPPFD の頻度分布を地形別に図 40 に、調査区における空間分布を図 41 に示した。

Steel-Dwass 検定の結果、すべての環境要因で地形依存的な違いが見られた（図 50、51、52）。凹凸度・ササの被度・低木の被度・高木の被度・全 C 含量・全 N 含量・CN 比は頂部斜面で値が大きく、傾斜角度・北向きの度合い・リターの厚さ・林冠高・rPPFD・土壌体積含水率は斜面下部で値が大きかった。頂部斜面よりも上部谷壁斜面・斜面下部の方が（初期ギャップ、後期ギャップ）が多かった（図 51）。東向きの度合いも地形依存的な違いを示すものの上部谷壁斜面で最も値が小さく、線形の関係は見られなかった。

各 10m × 10m 方形区における土壌体積含水率の地形別頻度分布を図 42 に、調査区における分布を図 43 に示した。各 10m × 10m 方形区における土壌 C 含量の地形別頻度分布を図 44 に、調査区における分布を図 45 に示した。各 10m × 10m 方形区における土壌 N 含量の地形別頻度分布を図 46 に、調査区における分布を図 47 に示した。各 10m × 10m 方形区における CN 比の地形別頻度分布を図 48 に、調査区における分布を図 49 に示した。

表4 調査区で見られた木本種 (n=89) の胸高断面積合計・個体数・総延長

abb.	scientific name	japanese name	basal area (m <sup>2</sup> 6 ha <sup>-1</sup> )		number of stems			sum of length(m)				
			DBH ≥ 5cm	DBH<5cm, length>150cm	total	(%)	DBH ≥ 5cm	DBH<5cm, length>150cm	total	(%)	length ≤ 150cm	length > 150cm
QMO	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	ミズナラ	64.05	0.006	64.06	29.67	936	34	737	3919	14.50	556
FCR	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	38.16	0.421	38.58	17.87	442	1400	1086	6186	22.89	2177
OCR	<i>Castanea crenata</i>	クリ	32.32	<0.001	32.32	14.97	327	1	221	1212	4.49	189
ATU	<i>Aesculus turbinata</i>	トチノキ	17.10	0.060	17.16	7.95	183	103	150	886	3.28	254
CLA	<i>Carpinus laxifolia</i>	アカシデ	9.62	0.007	9.63	4.46	325	36	1125	379	1.40	982
AMO	<i>Acer mono</i>	イタヤカエデ	6.78	0.143	6.93	3.21	164	588	4400	487	1.80	6632
APA	<i>Acer Palmatum</i> var. <i>matsumurae</i>	ヤマモミジ	3.60	0.921	4.52	2.09	446	2416	6200	1298	4.80	11932
QSE	<i>Quercus serrata</i>	コナラ	4.18	0	4.18	1.94	35	0	75	38	0.14	57
MOB	<i>Magnolia obovata</i>	ホオノキ	3.55	0.038	3.59	1.66	85	132	750	148	0.55	1337
IMA	<i>Ilex macrospoda</i>	アオハダ	3.49	0.099	3.59	1.66	234	252	1925	374	1.38	3854
FLA	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	アオダモ	2.12	0.357	2.48	1.15	214	1964	26025	1746	6.46	36521
ASI	<i>Acer sieboldianum</i>	コハウチワカエデ	2.02	0.234	2.26	1.04	260	600	625	435	1.61	1151
CCT	<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	2.06	0.011	2.07	0.96	51	150	861	3645	13.49	1559
SAL	<i>Sorbus alnifolia</i>	アズキナシ	1.86	0.072	1.93	0.89	131	400	8400	567	2.10	15628
AJA	<i>Acer japonicum</i>	ハナウチワカエデ	1.62	0.301	1.92	0.89	183	948	2400	516	1.91	3648
BCR	<i>Betula grossa</i>	ヨグシミネバリ	1.69	0	1.69	0.78	35	0	35	0.13	0	0
ASC	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	1.28	0.133	1.41	0.65	107	472	3475	364	1.35	4581
PSI	<i>Populus sieboldii</i>	ヤマナラシ	1.40	0	1.40	0.65	26	0	26	0.10	0	0
KPI	<i>Kalopanax pictus</i>	ハリギリ	1.33	0.021	1.35	0.62	16	68	2575	136	0.50	3359
SJA	<i>Sorbus japonica</i>	ウラジロノキ	1.35	0.002	1.35	0.62	42	8	25	45	0.17	5
UIA	<i>Ulmus japonica</i>	ハルニレ	1.32	<0.001	1.32	0.61	12	12	100	19	0.07	101
SOB	<i>Syrax obassia</i>	ハクウンボク	1.07	0.080	1.15	0.53	108	396	1150	253	0.94	2318
AHS	<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	ヤマハンノキ	1.10	0	1.10	0.51	24	0	24	0.09	0	0
PSA	<i>Prunus sargentii</i>	エノヤマザクラ	1.00	0.026	1.03	0.48	34	72	1075	95	0.35	2067
PCR	<i>Prunus grayana</i>	ウツミズザクラ	0.63	0.389	1.02	0.47	73	2144	4550	791	2.93	12262
PDE	<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	0.96	0	0.96	0.44	14	0	0	14	0.05	0
TIA	<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	0.78	0.001	0.78	0.36	21	4	0	22	0.08	0
ARU	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	0.66	0.008	0.67	0.31	28	140	10600	487	1.80	7833
ADI	<i>Acer distylum</i>	ヒトツバカエデ	0.46	0.201	0.66	0.31	68	1196	7075	650	2.41	13760
BMA	<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ	0.65	0	0.65	0.30	11	0	0	11	0.04	0
HOB	<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obusata</i>	マルバマンサク	0.44	0.101	0.54	0.25	95	288	250	177	0.66	528
AMI	<i>Acer micranthum</i>	コミネカエデ	0.42	0.093	0.51	0.24	50	652	9050	575	2.13	15222
OJA	<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	0.41	0	0.41	0.19	1	0	0	1	0.00	0
ULA	<i>Ulmus laciniata</i>	オヒョウ	0.33	0.011	0.34	0.16	13	16	0	17	0.06	0
CKO	<i>Cynoxylon kousu</i>	ヤマボウシ	0.32	0.006	0.33	0.15	22	48	225	43	0.16	488
BCA	<i>Entianthus campanulatus</i>	ササドウダン	0.28	0.013	0.29	0.13	51	36	0	60	0.22	0
EN	<i>Evdioanpanax innovans</i>	タカノツメ	0.21	0.019	0.23	0.10	12	32	0	20	0.07	0
ZSE	<i>Zelkova serrata</i>	ケヤキ	0.22	<0.001	0.22	0.10	1	4	0	2	0.01	0
MBO	<i>Morus bombycis</i>	ヤマゲタ	0.17	<0.001	0.17	0.08	7	4	75	11	0.04	259
BOX	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	ツリバナ	0.07	0.045	0.12	0.05	21	160	275	72	0.27	621
CJP	<i>Cryptomeria japonica</i>	スギ	0.11	0.004	0.11	0.05	7	8	400	25	0.09	711
FMI	<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	ヤチダモ	0.10	<0.001	0.10	0.04	1	8	25	4	0.01	114
PRH	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	0.09	0.006	0.09	0.04	1	36	200	18	0.07	682
FSI	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	マルバアオダモ	0.09	0	0.09	0.04	6	0	250	16	0.06	286
BCH	<i>Betula ermanii</i>	ダケカンバ	0.08	0	0.08	0.04	1	0	0	1	0.00	0
CJA	<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	カツラ	0.08	0	0.08	0.04	3	0	0	3	0.01	0

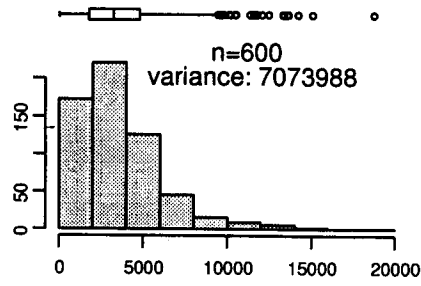
VFU	<i>Viburnum furcatum</i>	オオカメノキ	0.01	0.065	0.08	0.04	4	584	2725	259	0.96	7279
HPA	<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	0.07	0	0.07	0.03	16	0	25	17	0.06	64
PVE	<i>Prunus verecunda</i>	カスミザクラ	0.06	<0.001	0.06	0.03	5	4	125	11	0.04	142
FJA	<i>Fagus japonica</i>	イヌブナ	0.06	0	0.06	0.03	1	0	0	1	0.00	0
VOL	<i>Vaccinium oldhamii</i>	ナツハゼ	0.01	0.026	0.04	0.02	4	72	50	24	0.09	169
MTA	<i>Maackia tashiroi</i> var. <i>buergeri</i>	イヌエンジュ	0.02	0	0.02	0.01	1	0	0	1	0.00	0
LUM	<i>Lindera umbellata</i> var. <i>membranacea</i>	オオバクロモジ	0	0.020	0.02	0.01	0	308	1600	141	0.52	4694
CCO	<i>Carpinus cordata</i>	サワシバ	<0.01	0.011	0.02	0.01	1	20	25	7	0.03	82
MMY	<i>Meliosma myriantha</i>	アワブキ	0.02	0	0.02	0.01	2	0	125	7	0.03	201
TBR	<i>Tripetaleia bracteata</i>	ミヤマホツツジ	0	0.015	0.02	0.01	0	212	425	70	0.26	1156
MTS	<i>Malus tschonoskii</i>	オオウラジロノキ	0.01	0	0.01	0.01	0	0	0	2	0.01	0
RKE	<i>Rhododendron kaempferi</i>	ヤマツツジ	0	0.014	0.01	0.01	0	152	275	49	0.18	1013
RTR	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	0.01	0.003	0.01	0.01	1	12	325	17	0.06	307
SSM	<i>Sambucus sieboldiana</i> var. <i>miquelii</i>	エゾニワトコ	0.01	0	0.01	0.01	3	36	400	28	0.10	589
SCO	<i>Sorbus commixta</i>	ナナカマド	0.01	0.002	0.01	0.01	0	304	600	100	0.37	1956
RAL	<i>Rhododendron albrechtii</i>	ムラサキヤシオ	0	0.010	<0.01	<0.01	0	68	325	31	0.11	482
CBA	<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	<0.01	0.007	<0.01	<0.01	1	44	25	13	0.05	92
SPR	<i>Stachyurus praecox</i>	キブシ	<0.01	0.005	<0.01	<0.01	1	8	0	3	0.01	0
ANI	<i>Acer cisifolium</i>	ミツデカエデ	0	0.006	<0.01	<0.01	0	40	25	11	0.04	139
TMX	<i>Tilia maximowicziana</i>	オオバボダイジュ	0	0.005	<0.01	<0.01	0	84	50	23	0.09	215
RSM	<i>Rhododendron semibarbatum</i>	バイカウツジ	0	0.005	<0.01	<0.01	0	8	0	2	0.01	0
JAI	<i>Juglans ailanthifolia</i>	オニグルミ	0	0.004	<0.01	<0.01	0	24	200	14	0.05	488
CSB	<i>Corylus sieboldiana</i>	ツノハシバミ	0	0.004	<0.01	<0.01	0	16	150	10	0.04	291
EAC	<i>Euonymus alatus</i> forma <i>ciliato-dentatus</i>	コマユミ	0	0.003	<0.01	<0.01	0	104	800	58	0.21	2198
VDL	<i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	0	0.003	<0.01	<0.01	0	48	850	46	0.17	2141
APL	<i>Alangium platanifolium</i>	ウリノキ	0	0.003	<0.01	<0.01	0	80	475	39	0.14	1527
VWT	<i>Viburnum wrightii</i>	ミヤマガマズミ	0	0.003	<0.01	<0.01	0	36	200	17	0.06	611
MSL	<i>Magnolia salicifolia</i>	タムシバ	0	0.002	<0.01	<0.01	0	32	150	14	0.05	418
ASP	<i>Abelia spathulata</i>	ウゴツクハネウツギ	0	0.001	<0.01	<0.01	0	8	275	13	0.05	749
MML	<i>Menziesia multiflora</i>	ウラジロヨウラク	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	4	250	11	0.04	499
CHR	<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	ハライヌガヤ	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	8	0	2	0.01	0
PSO	<i>Prunus sibirica</i>	シウリザクラ	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	12	275	14	0.05	850
SCN	<i>Symplocos chinensis</i>	サワフタギ	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	8	0	2	0.01	0
TPN	<i>Tripetaleia paniculata</i>	ホツツジ	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	4	1125	46	0.17	2262
VIA	<i>Vaccinium japonicum</i>	アケシバ	0	<0.001	<0.01	<0.01	0	0	25	1	0.00	52
SIN	<i>Stephanandra incisa</i>	コゴメウツギ	0	0	0	0	0	0	600	24	0.09	1178
LITN	<i>Ligustrum tschonoskii</i>	ミヤマイボタ	0	0	0	0	0	0	25	1	0.00	28
RAM	<i>Rhus ambigua</i>	ツタウルシ	0	0	0	0	0	0	150	6	0.02	300
HMM	<i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>megacarpa</i>	エゾアジサイ	0	0	0	0	0	0	325	13	0.05	459
ICP	<i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i>	ハライヌツバ	0	0	0	0	0	0	300	12	0.04	6042
AJB	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>borealis</i>	ヒメアオキ	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	100
CIN	<i>Callicarpa japonica</i>	ムラサキキブ	0	0	0	0	0	0	75	3	0.01	109
SSB	<i>Sambucus sieboldiana</i>	ニワトコ	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	190596
total			211.91	4.043	215.91	100.00	4973	17168	109780	27021	100	190596

つる性木本種は除外した。

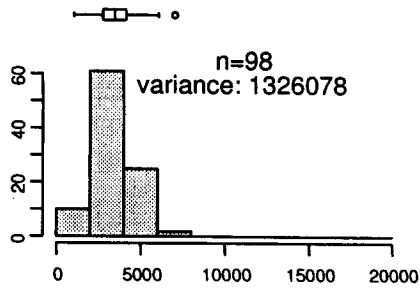
種名は「新日本植物誌編 改訂版」(大井 1992)に従った。

ミズナラ・ブナ・クリ・トチノキ・ミズキの5種は当年生実生から大径木までの全数を調査区全面で調査したため、面積比に基づいて補正した値を示した。

調査区全体

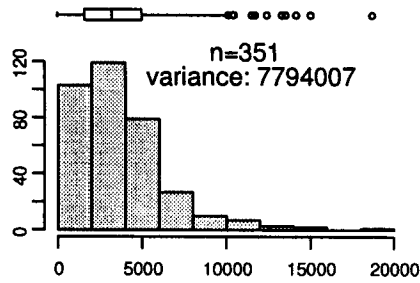


頂部斜面

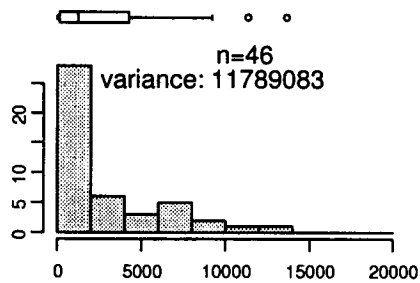


頻度 (6ha<sup>-1</sup>)

上部谷壁斜面



斜面下部



方形区 (100m<sup>2</sup>) 当たりの胸高断面積合計 (cm<sup>2</sup>)

図7 地形別の大サイズクラス個体の胸高断面積合計の頻度分布

DBH  $\geq$  5cm の個体を対象とした。

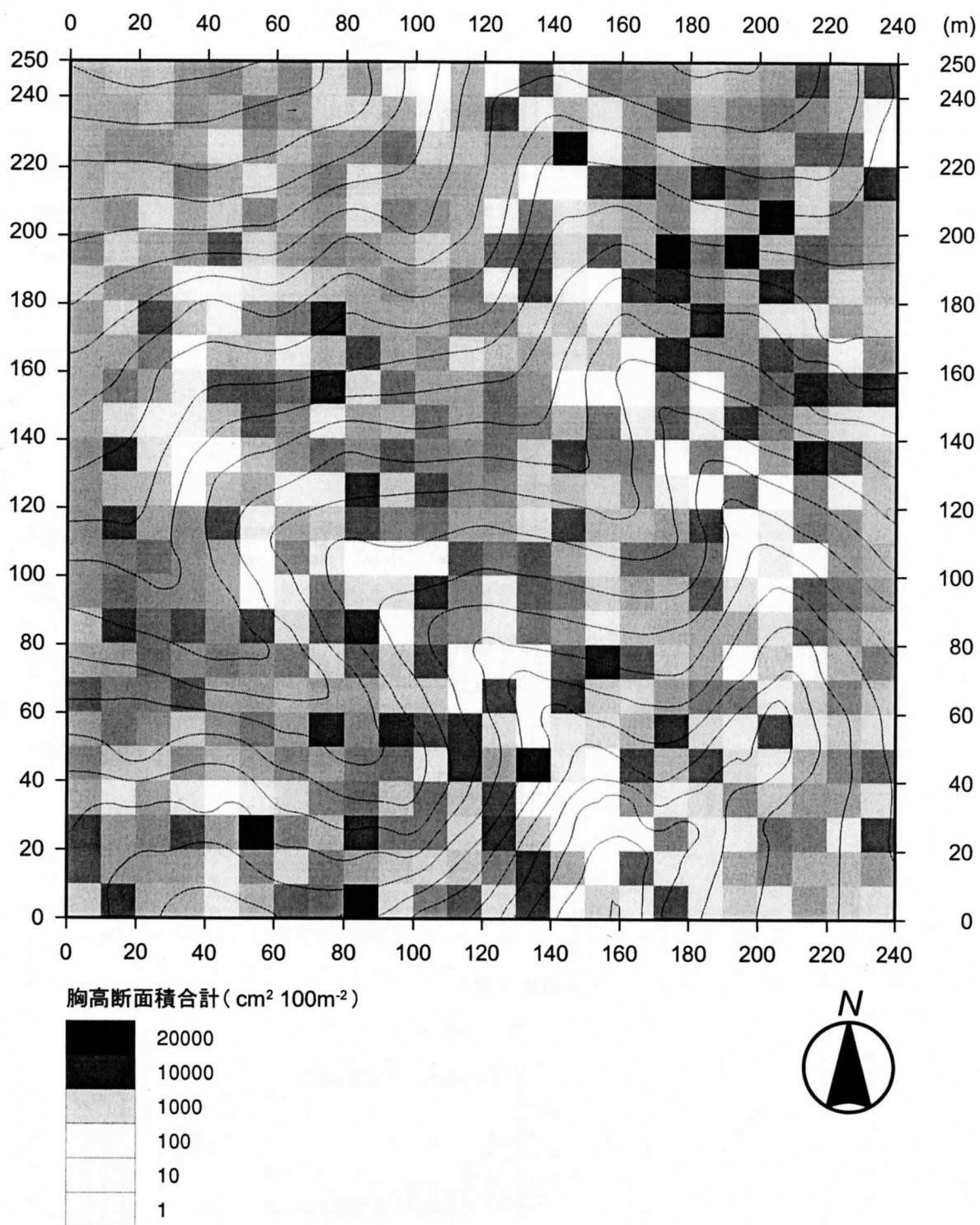


図8 大サイズクラス個体の胸高断面積合計の空間分布

DBH  $\geq 5\text{cm}$  の個体を対象とし、 $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区単位で示した。



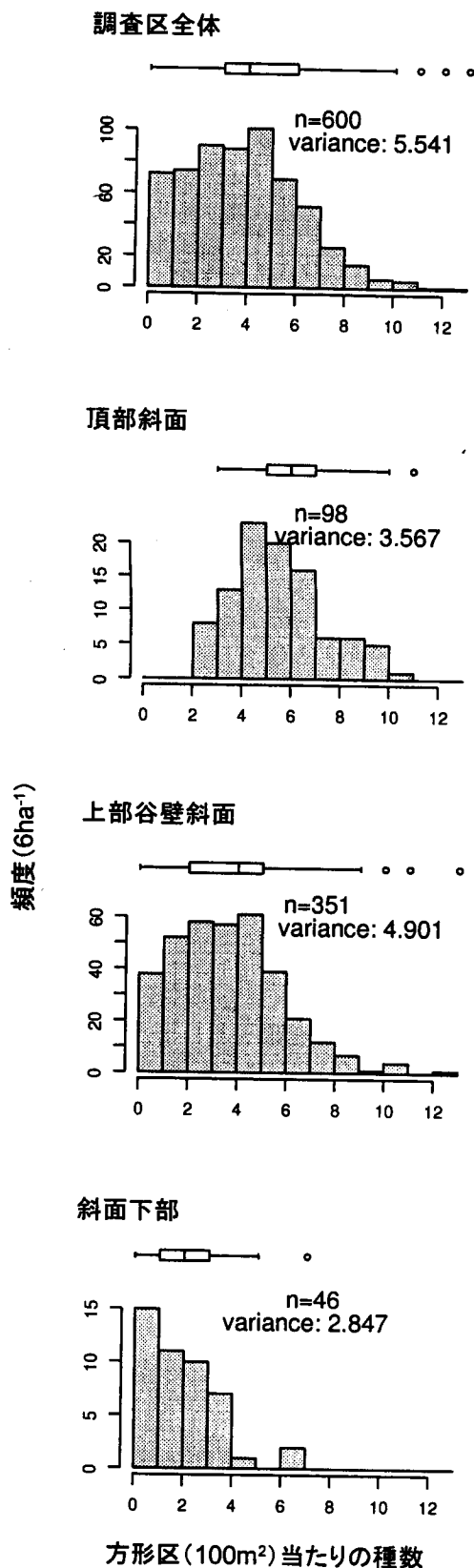


図9 地形別の大サイズクラス個体の種数の頻度分布

DBH  $\geq$  5cm の個体を対象とした。

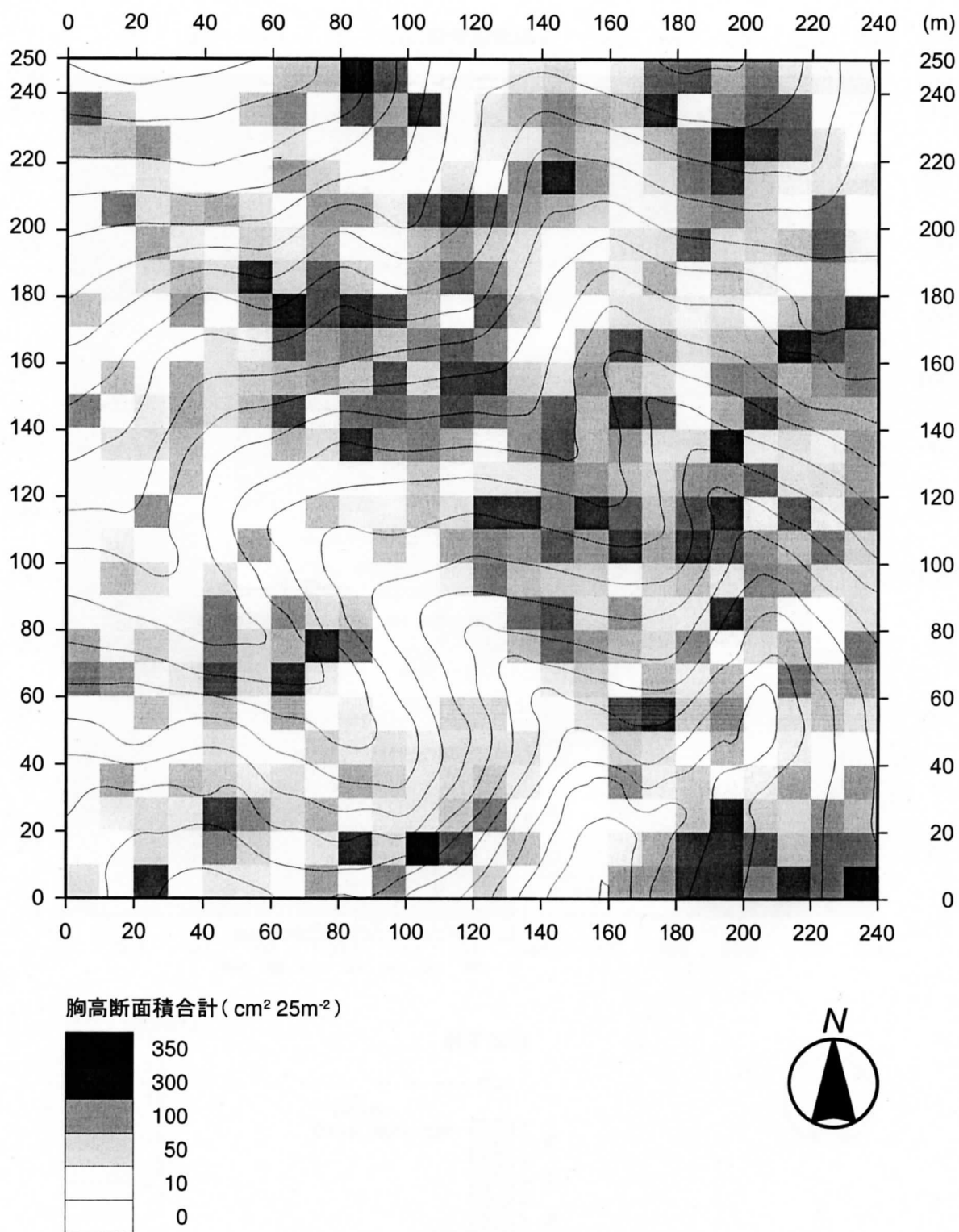


図 12 中サイズクラス個体の胸高断面積合計の空間分布

全長 > 150cm、DBH < 5cm の個体を対象とし、10m × 10m 方形区単位で示した。

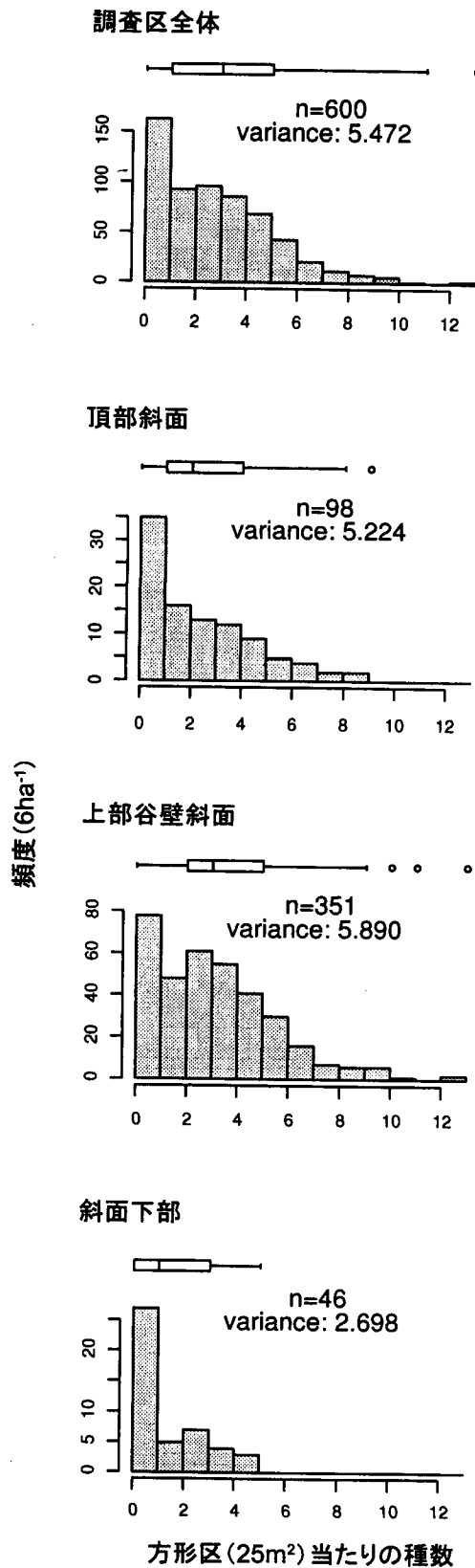


図 13 地形別の中サイズクラス個体の種数の頻度分布

全長 > 150cm、DBH < 5cm の個体を対象とした。

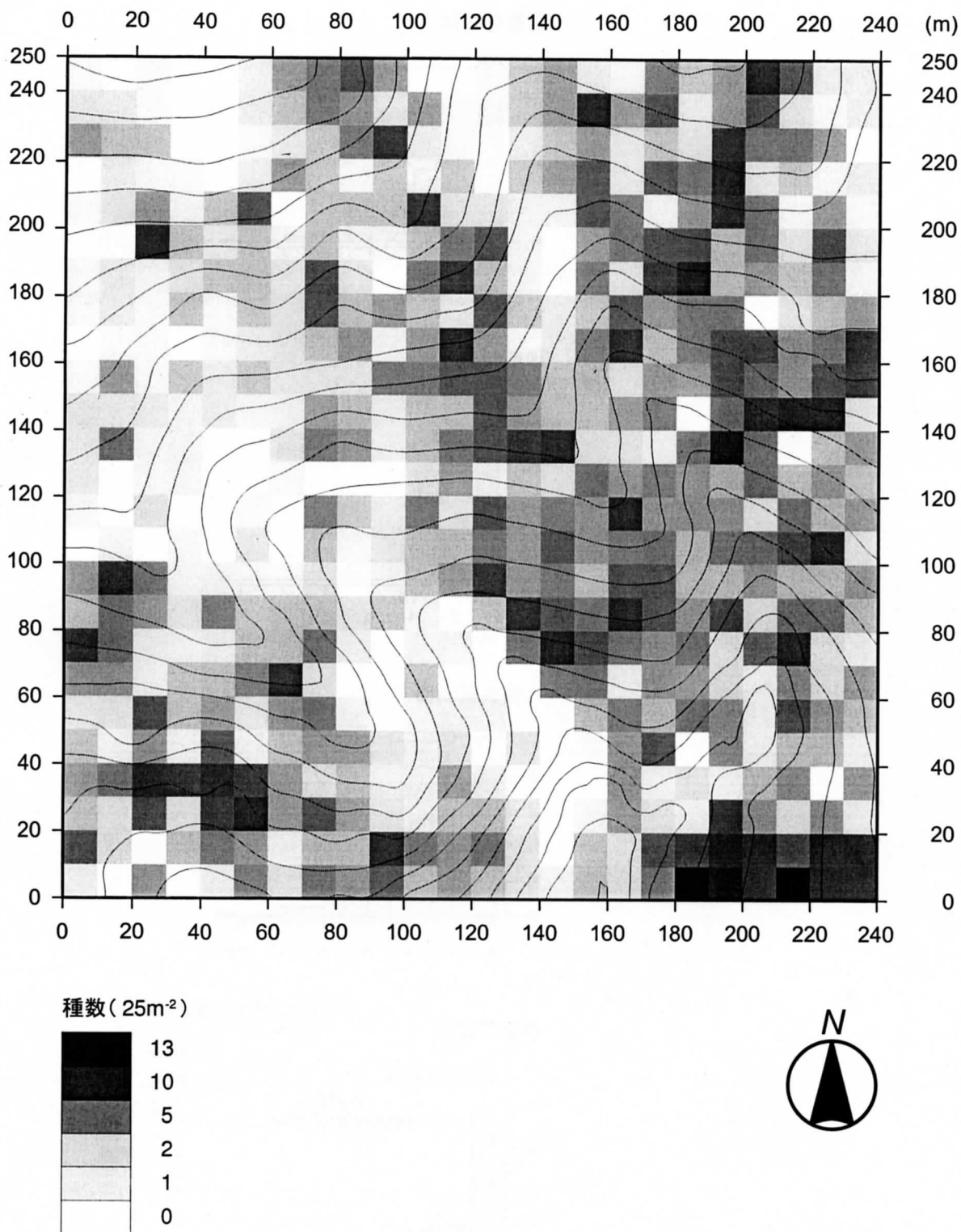


図 14 中サイズクラス個体の種数の空間分布

全長 > 150cm、DBH < 5cm の個体を対象とし、10m × 10m 方形区単位で示した。

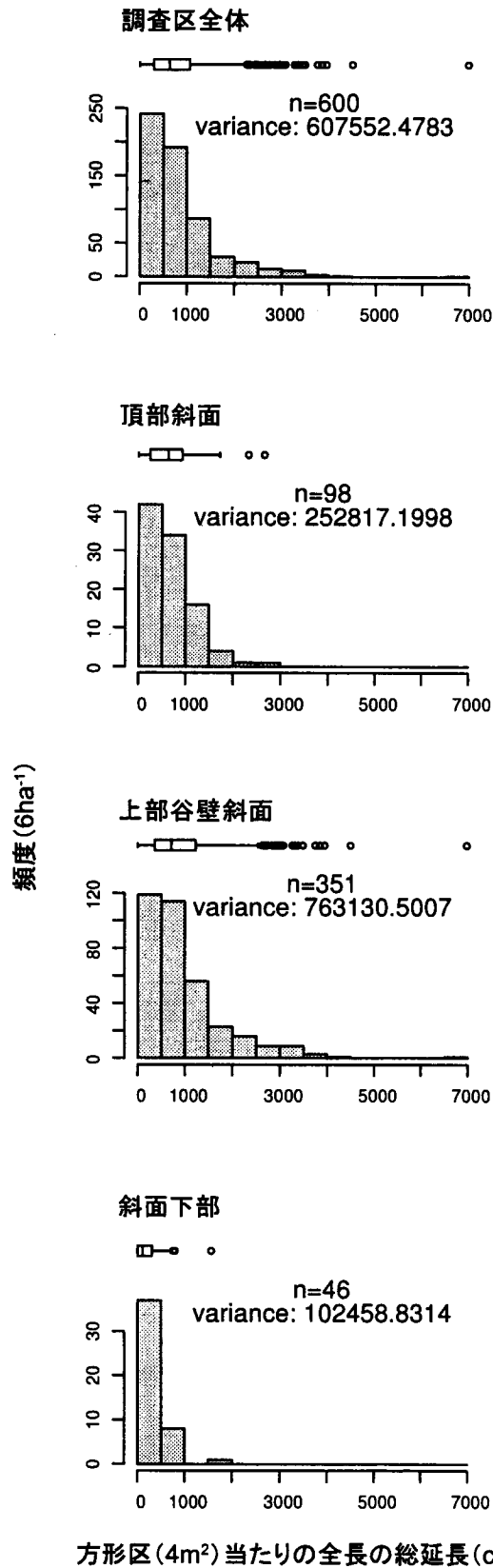


図 15 地形別の小サイズクラス個体の全長の総延長の頻度分布

全長<150cm の個体を対象とした。

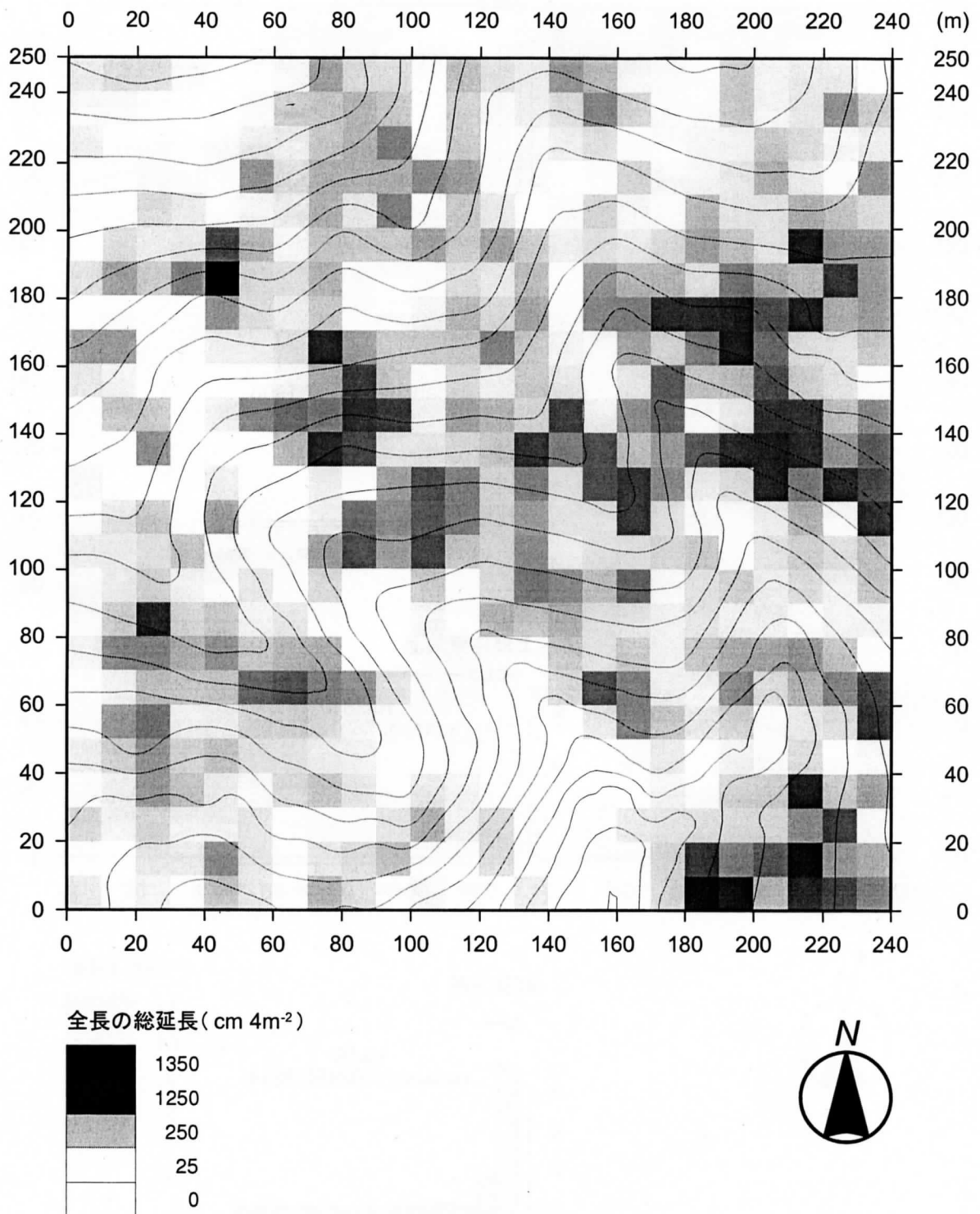


図 16 小サイズクラス個体の全長の総延長の空間分布

全長<150cm の個体を対象とし、10m×10m 方形区単位で示した。

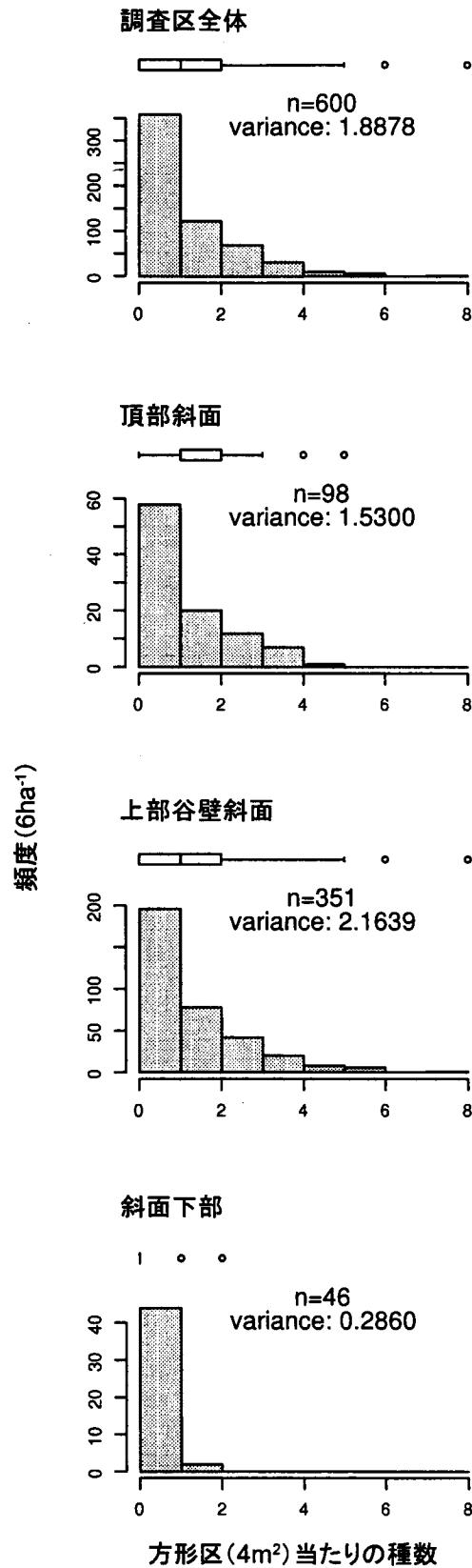


図 17 地形別の小サイズクラス個体の種数の頻度分布

全長 < 150cm の個体を対象とした。

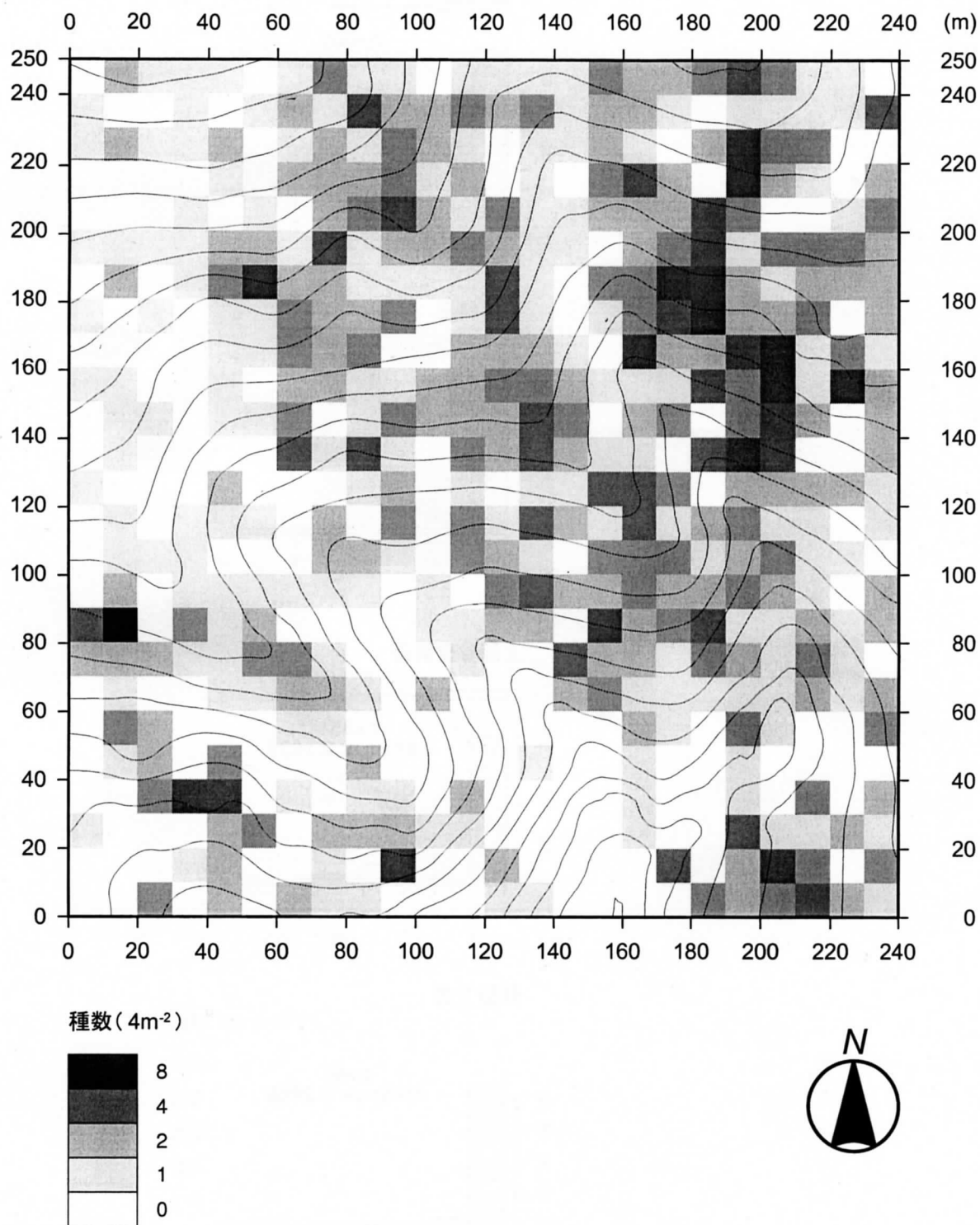


図 18 小サイズクラス個体の種数の空間分布

全長  $\leq 150\text{cm}$  の個体を対象とし、 $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区単位で示した。



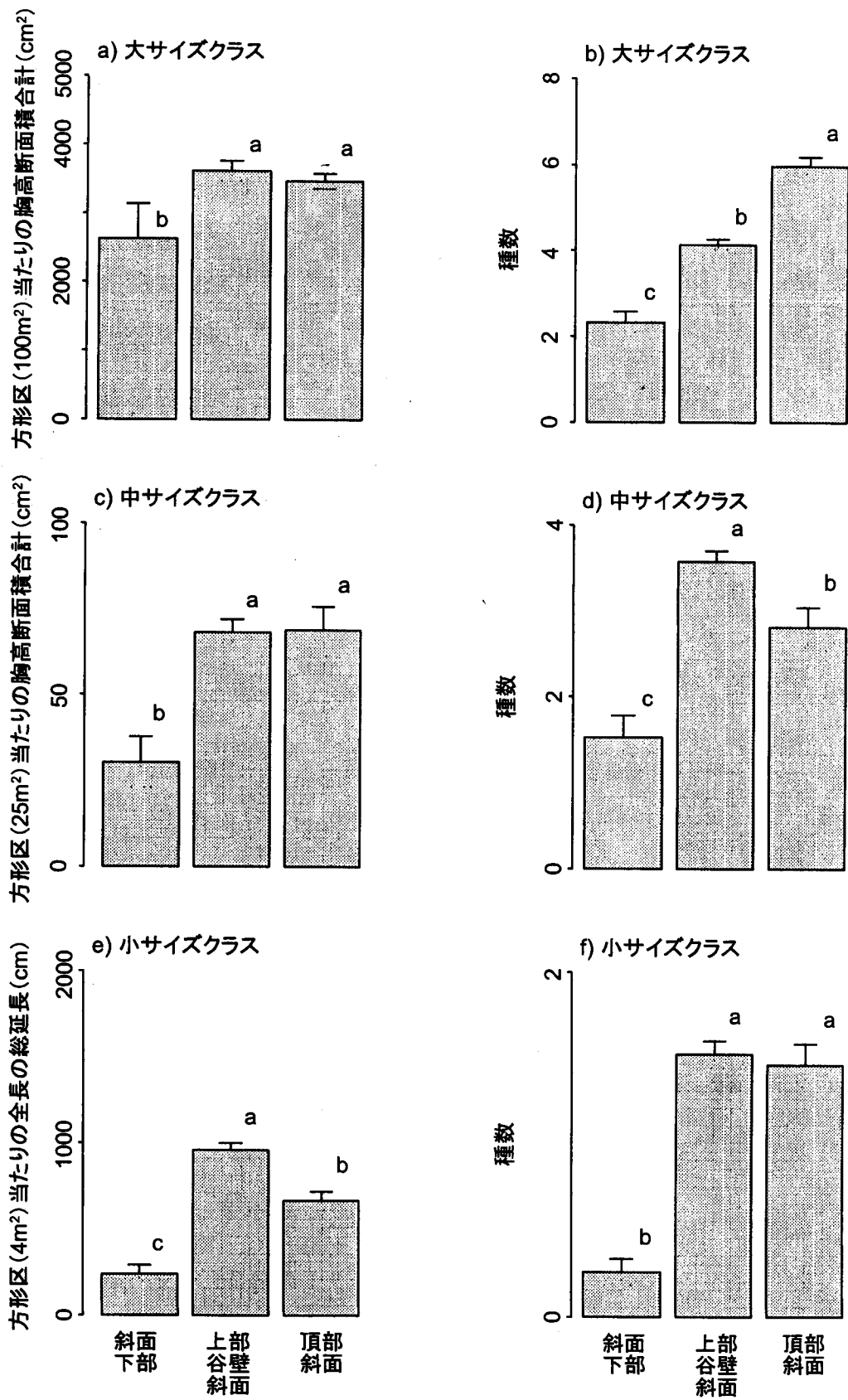


図 19 個体サイズごとにみた胸高断面積合計・全長の総延長および種数の地形区分間の違い

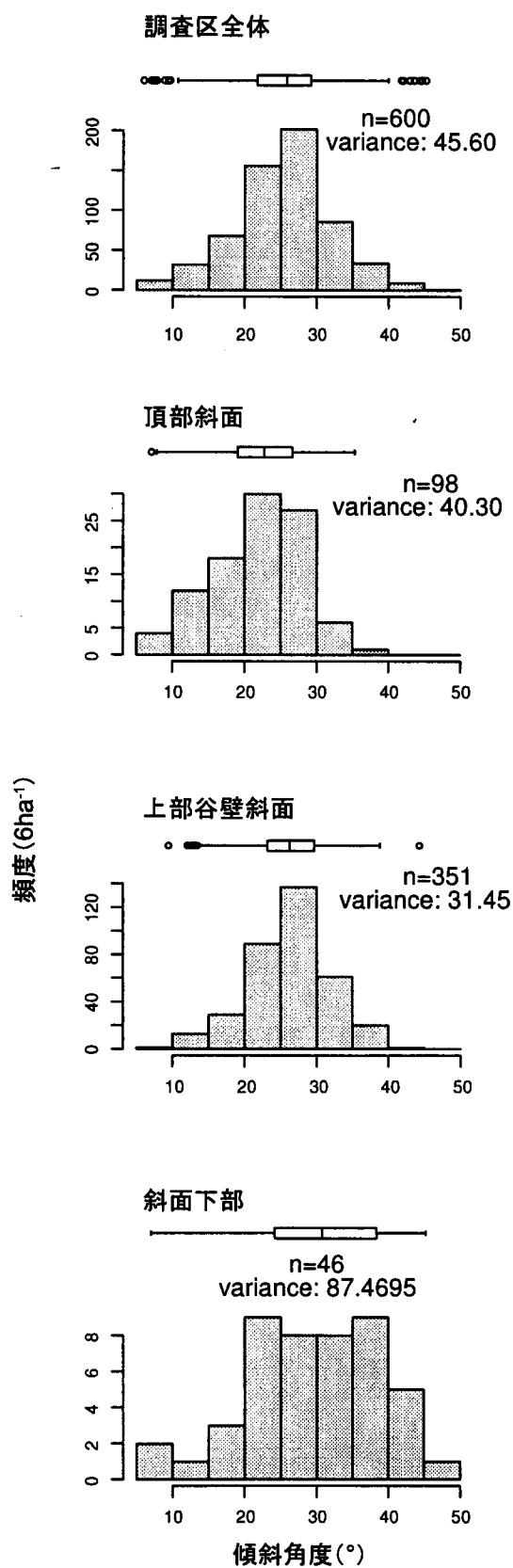


図 20 地形別の傾斜角度の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

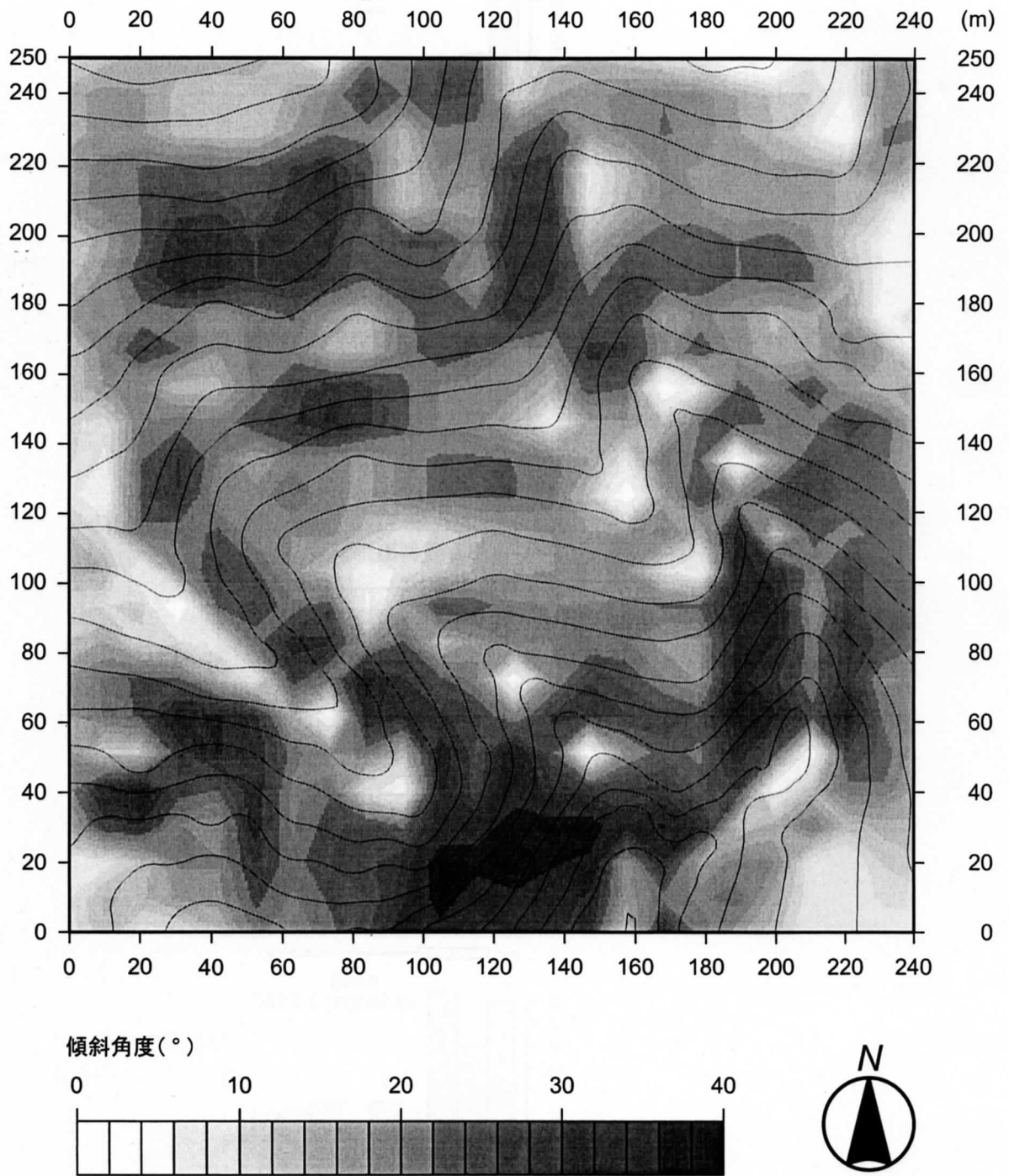


図 21 傾斜角度の空間分布

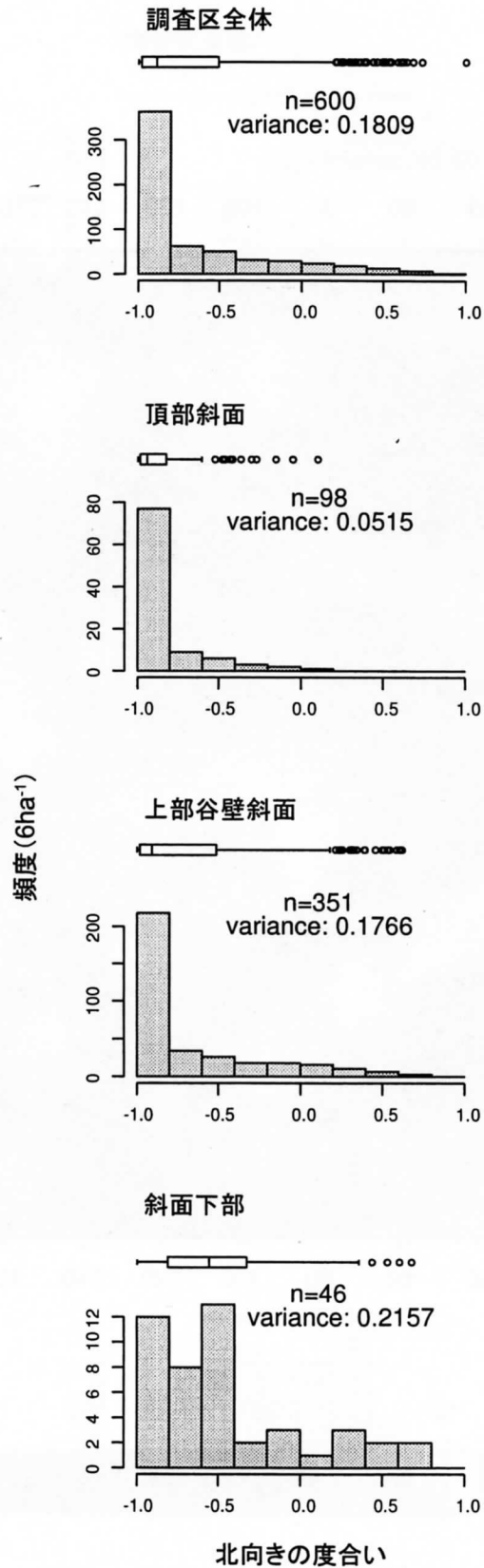


図 22 地形別の北向きの度合いの頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

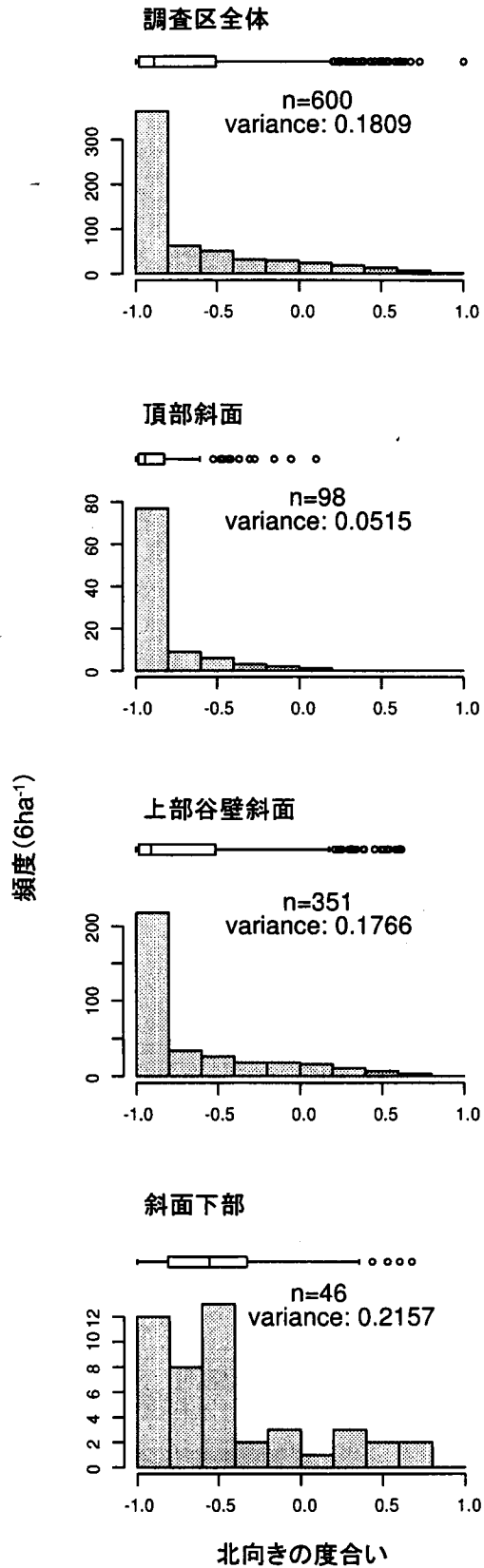


図 22 地形別の北向きの度合いの頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

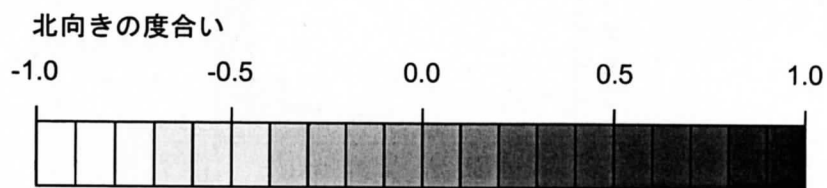
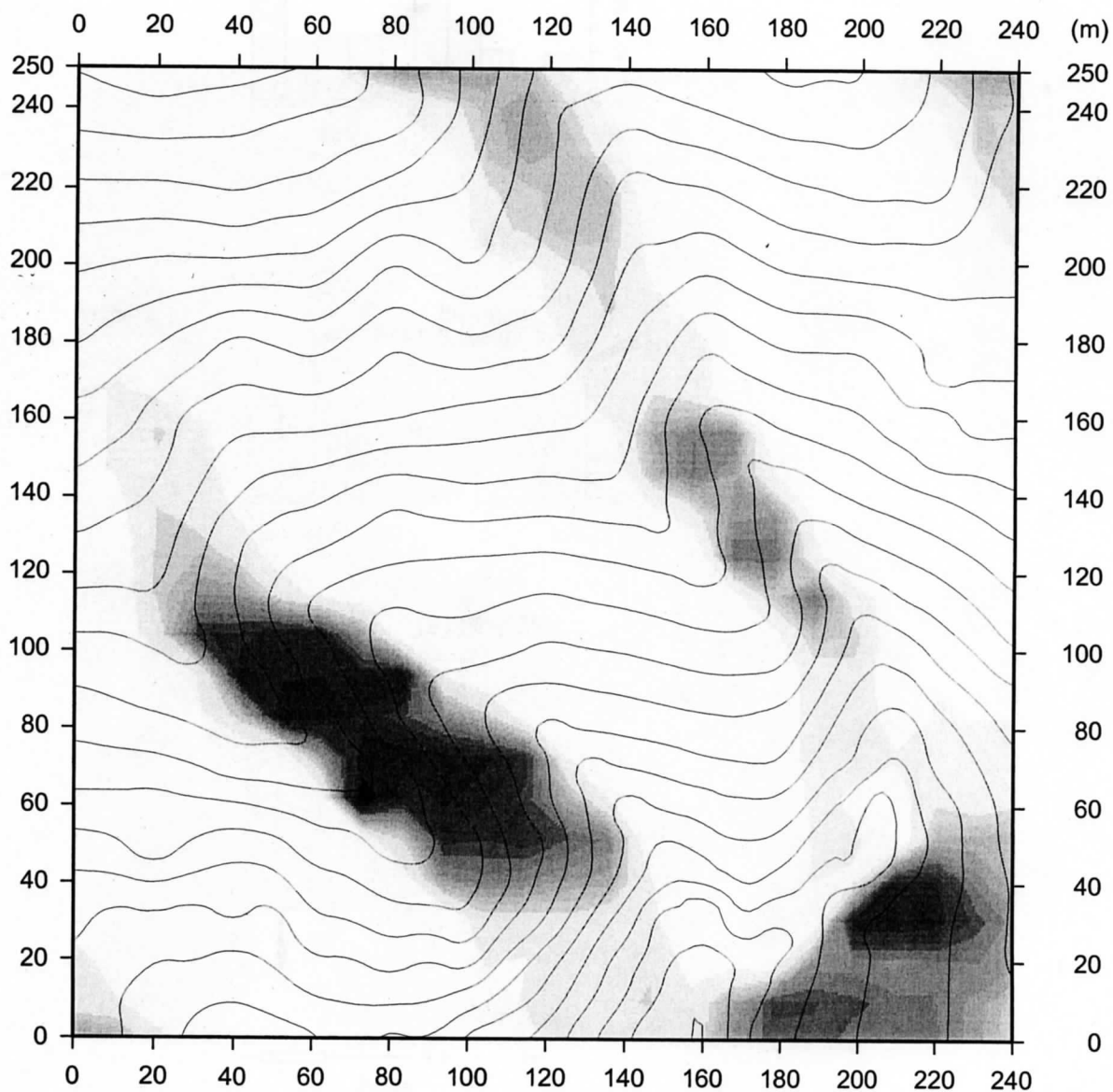


図 23 北向きの度合いの空間分布

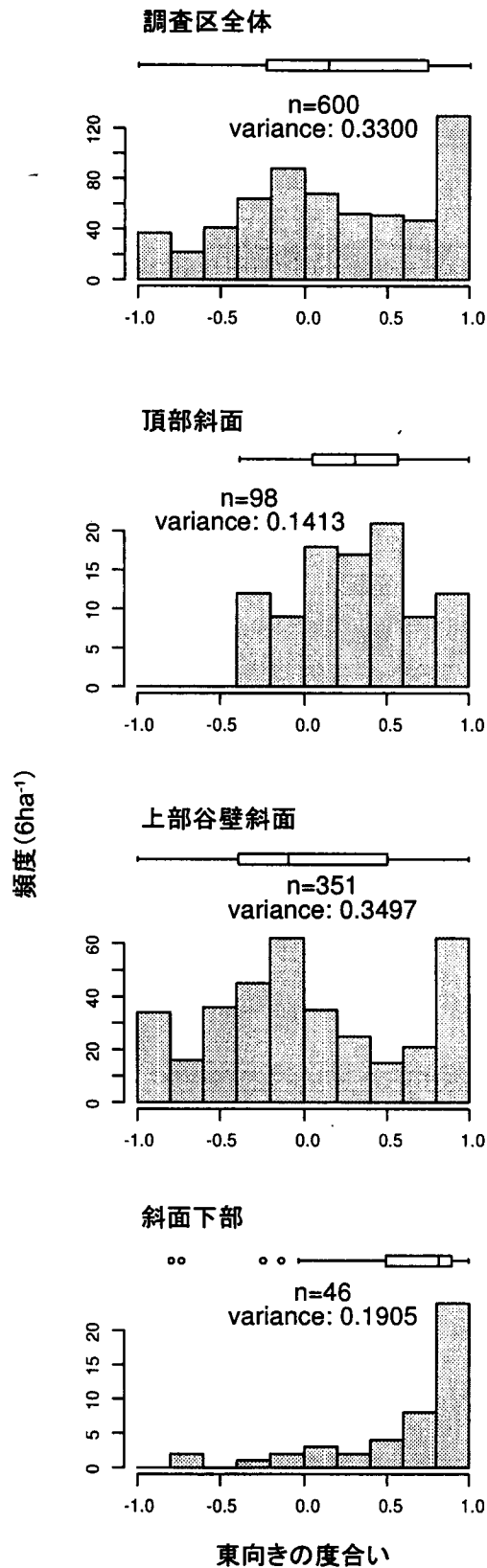


図 24 地形別の東向きの度合いの頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

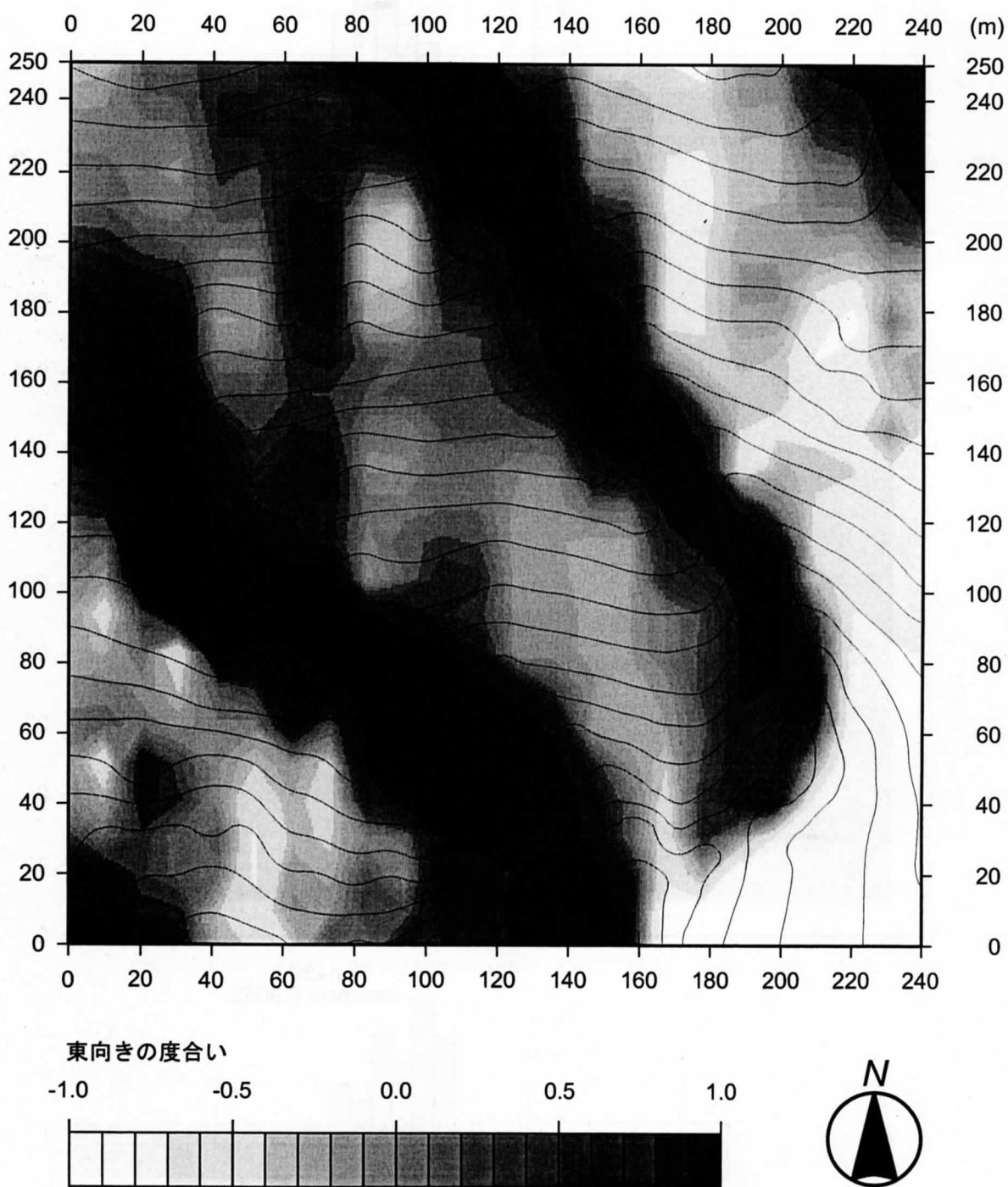


図 25 東向きの度合いの空間分布



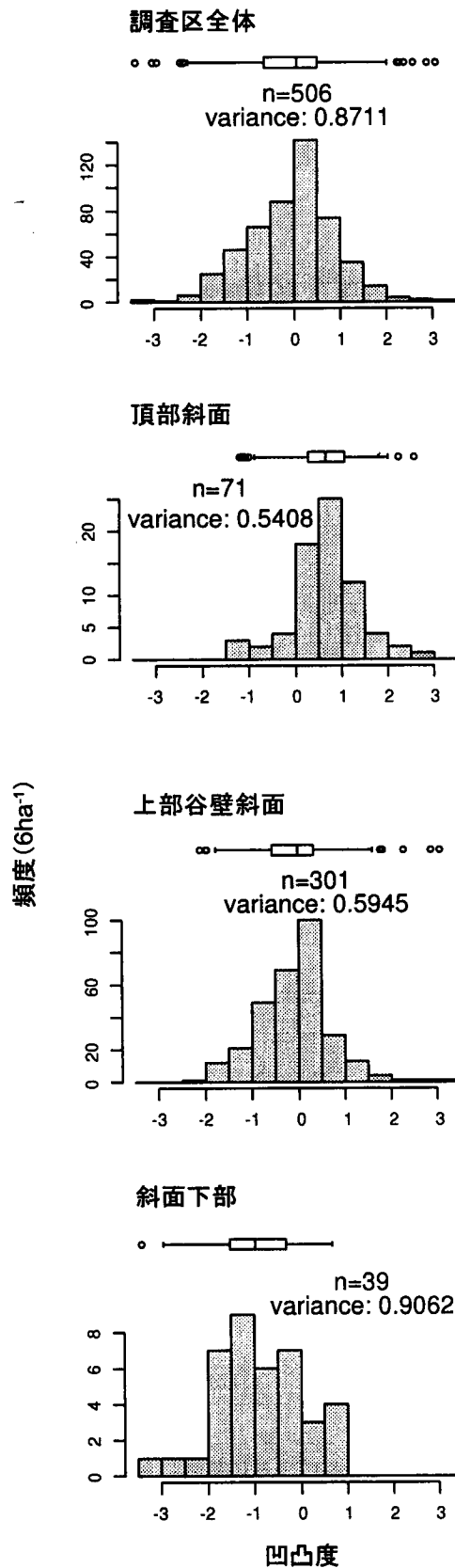


図 26 地形別の凹凸度の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

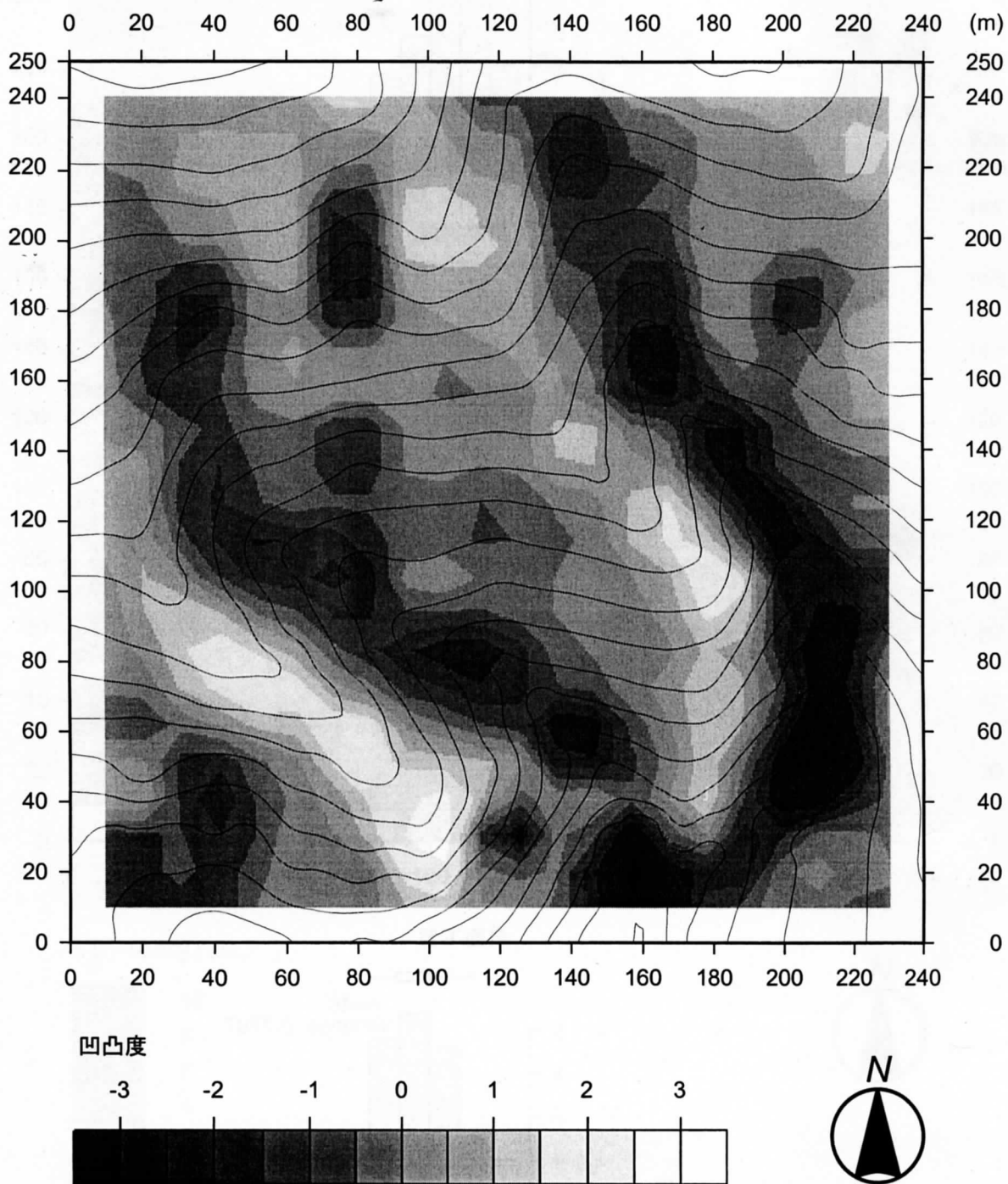


図 27 凹凸度の空間分布

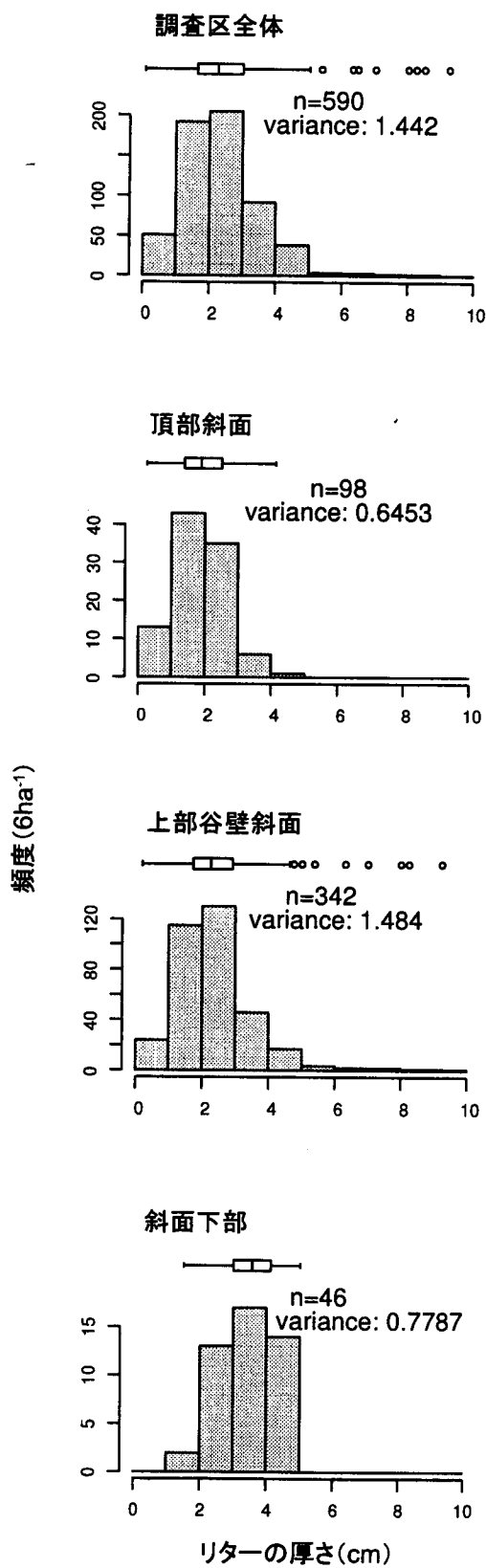
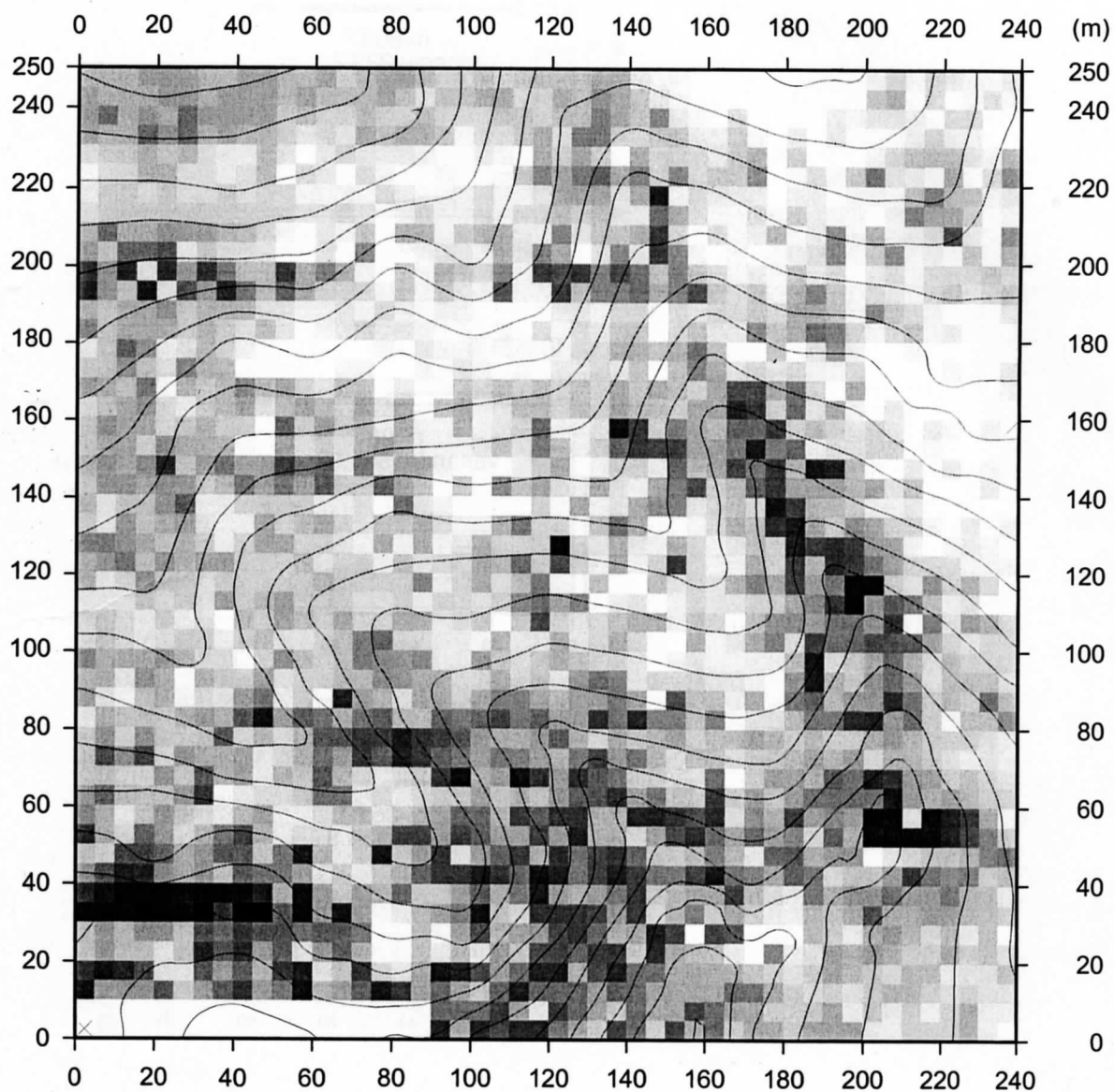


図 28 地形別のリターの厚さの頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。



リターの厚さ (cm)

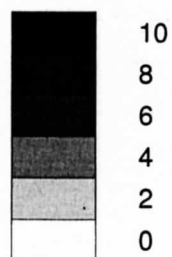


図 29 リターの厚さの空間分布

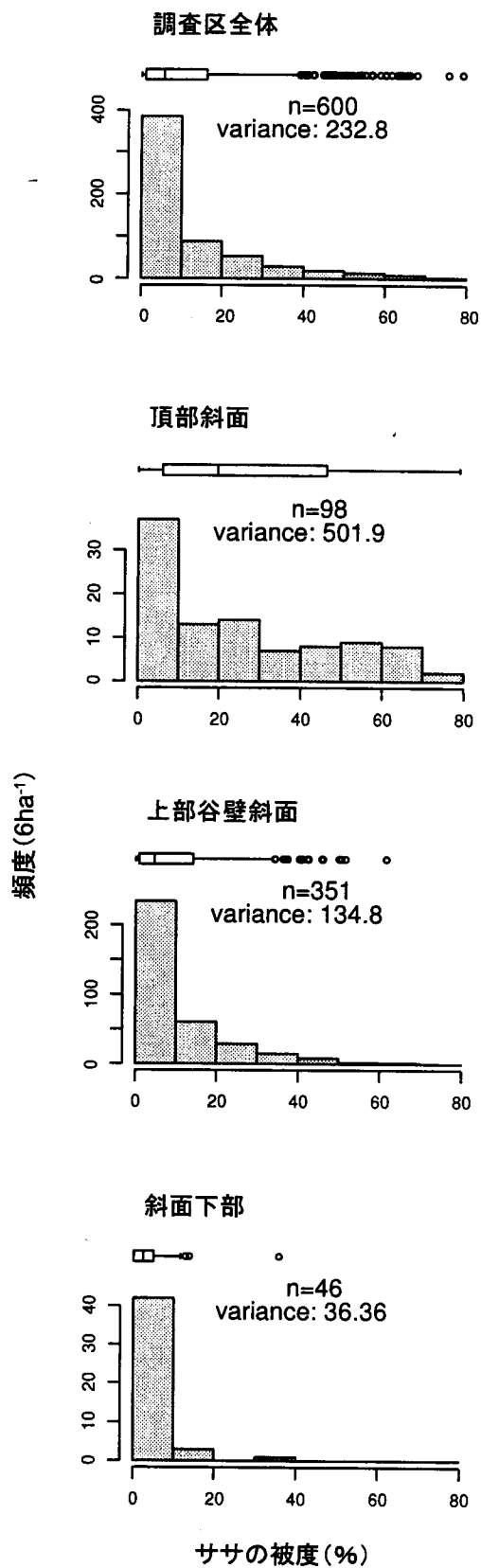
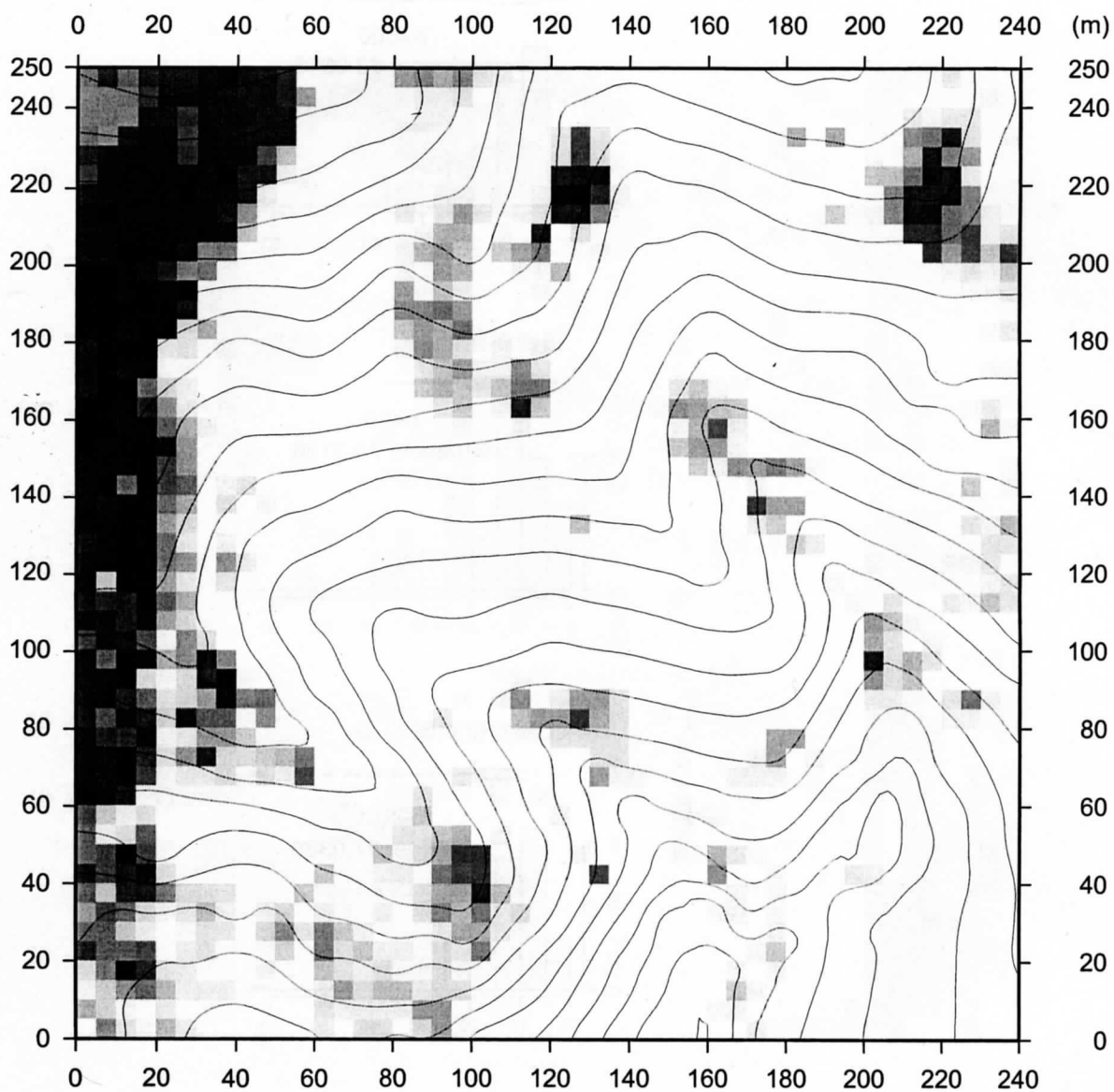


図 30 地形別のササの被度の頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。



ササの被度(%)

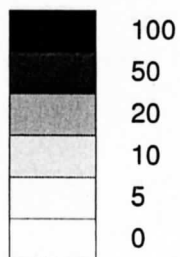


図 31 ササの被度の空間分布

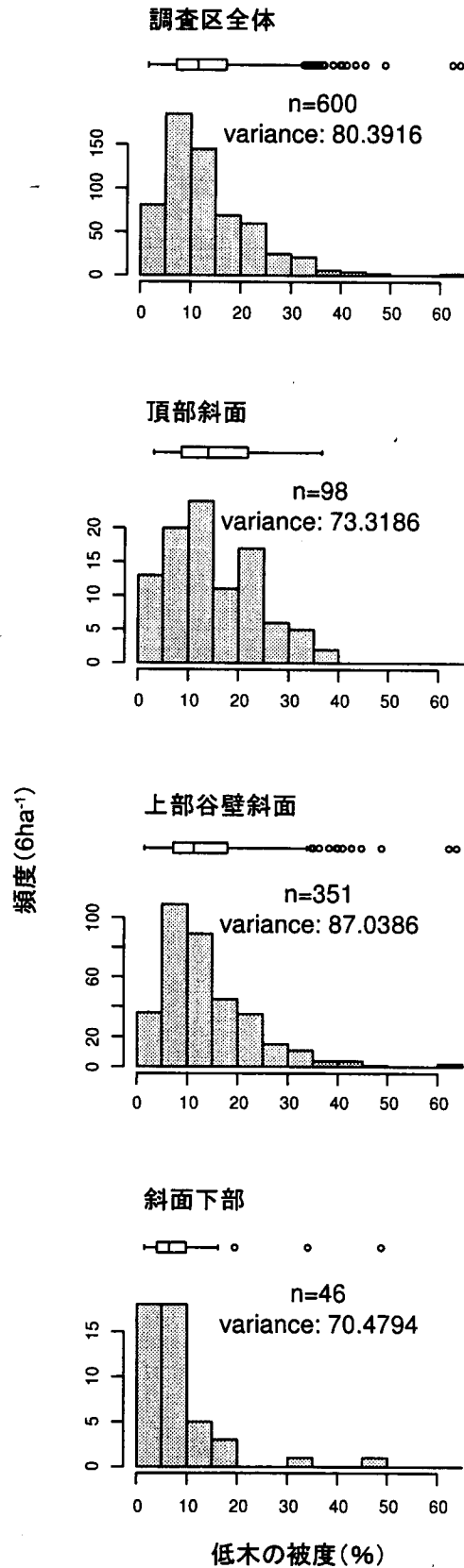


図 32 地形別の低木の被度の頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。

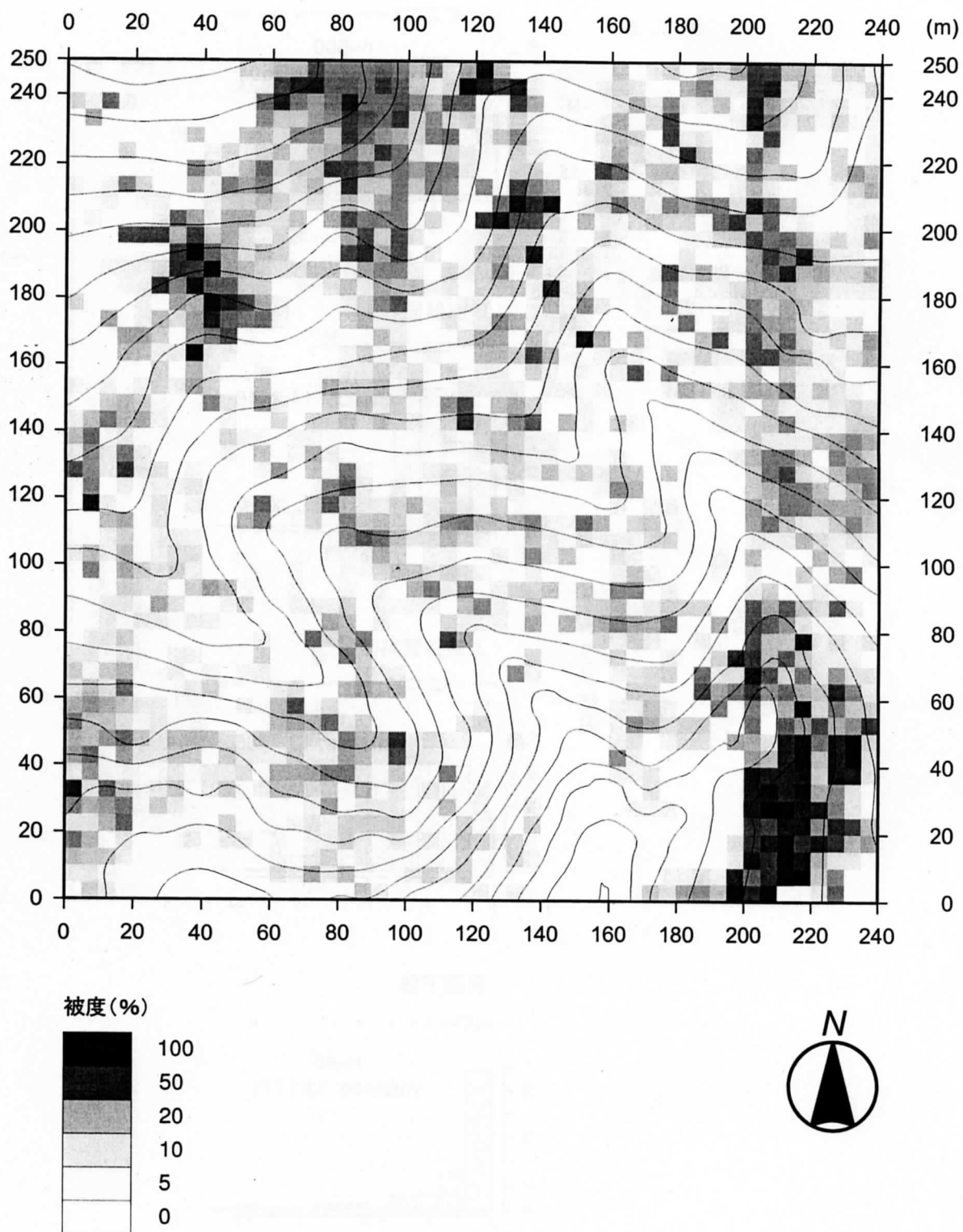


図 33 低木の被度の空間分布



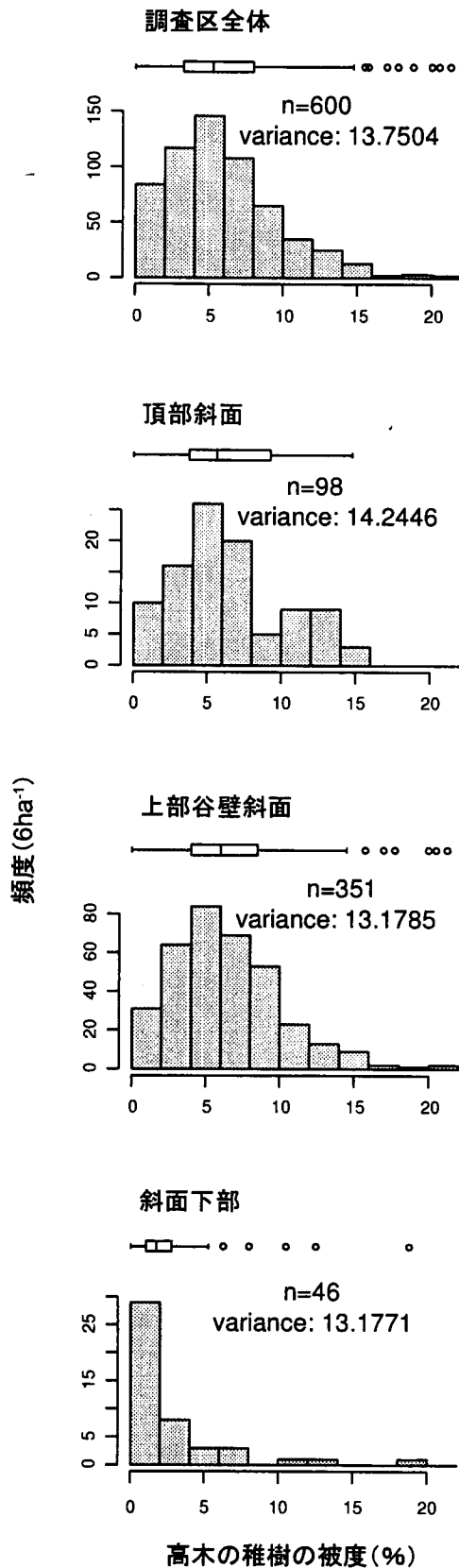
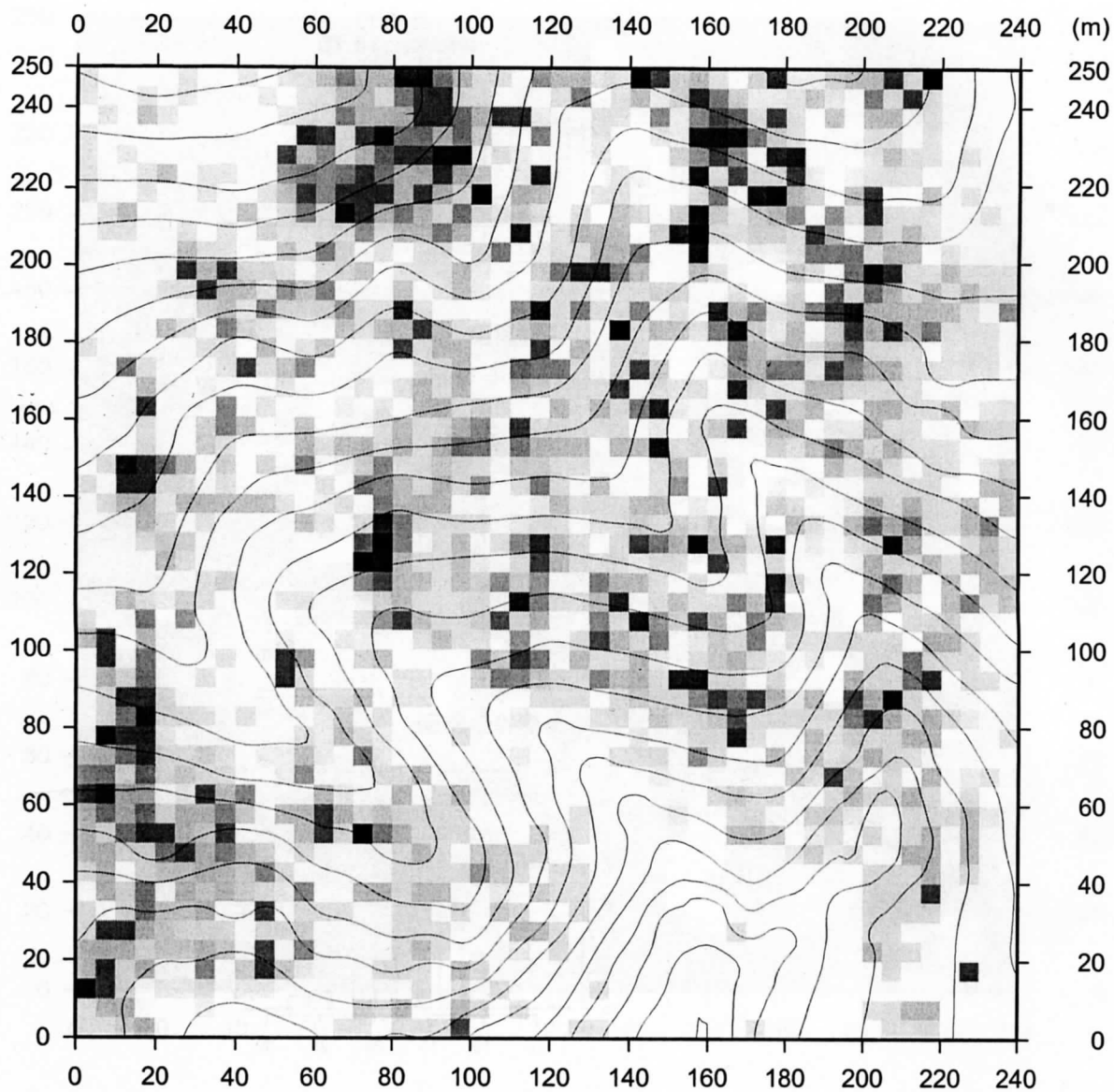


図 34 地形別の高木の稚樹の被度の頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。



被度(%)

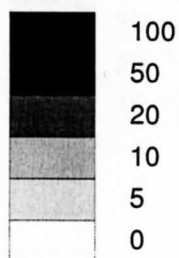


図 35 高木の稚樹の被度の空間分布

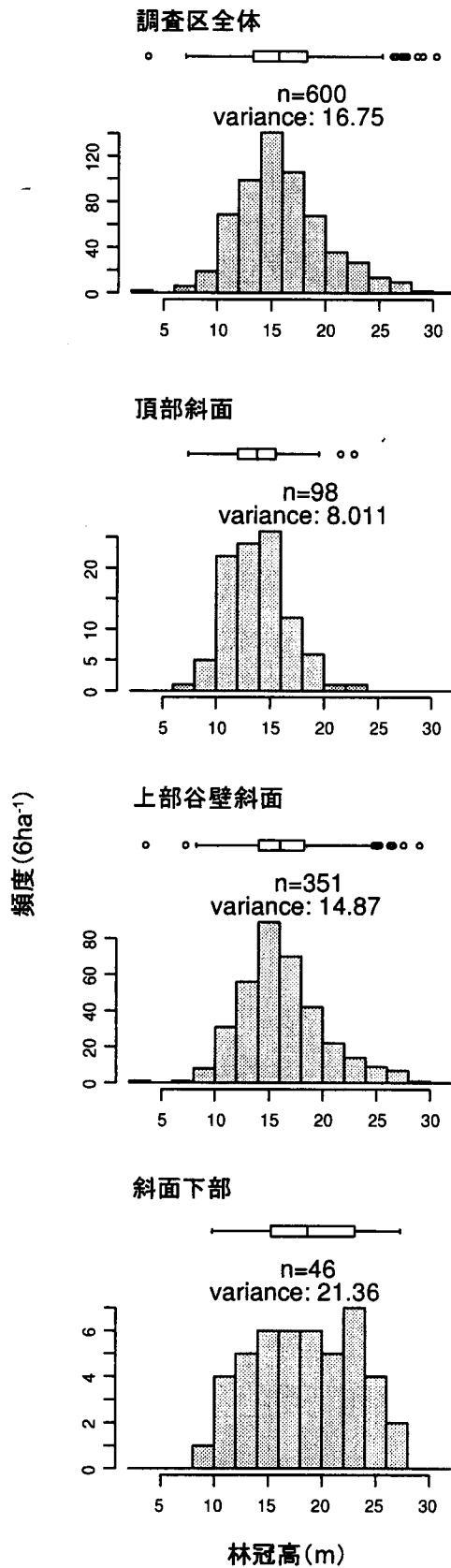
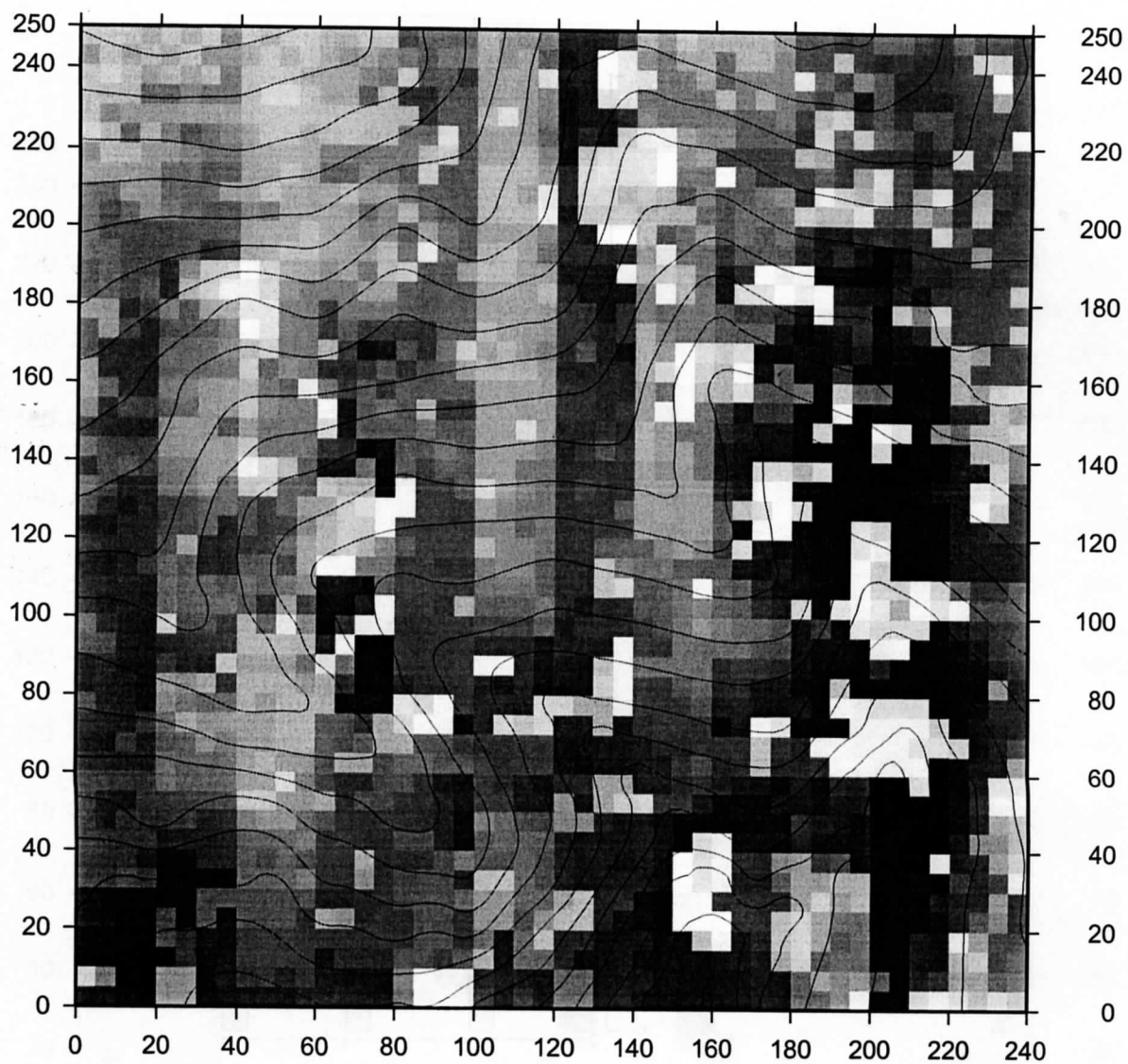
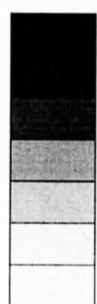


図 36 地形別の林冠高の頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。



林冠高 (m)



40  
30  
20  
10  
5  
2  
1



図 37 林冠高の空間分布

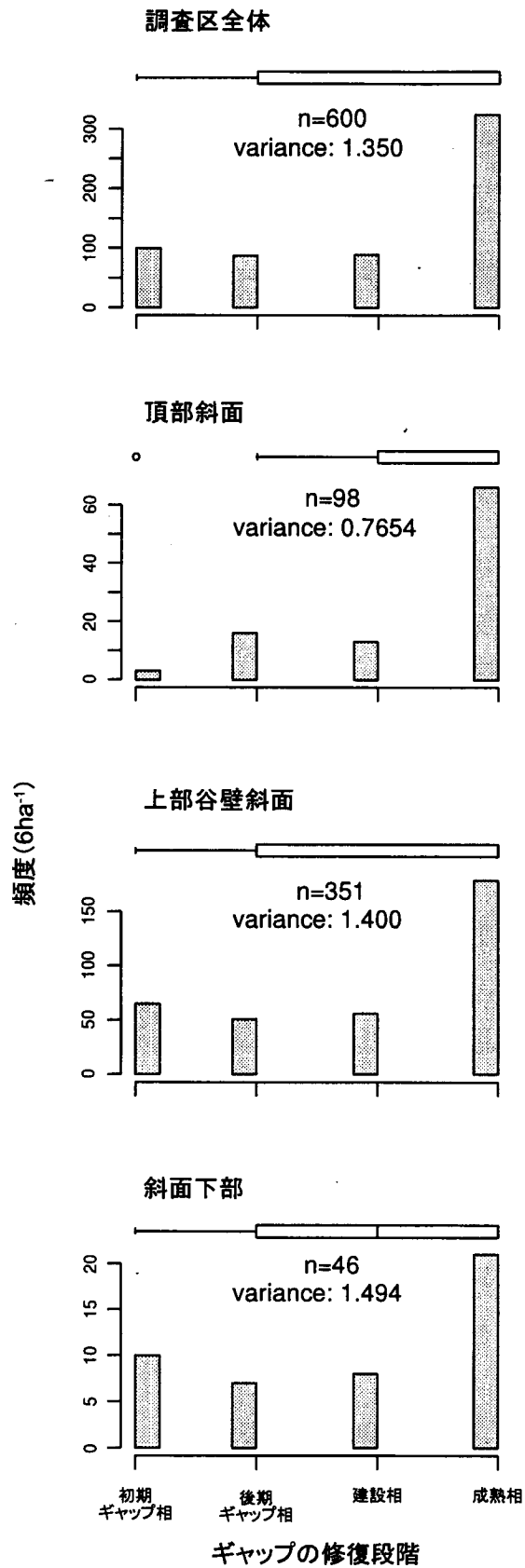


図 38 地形別のギャップの修復段階の頻度分布

各 5m × 5m 方形区における値を用いた。

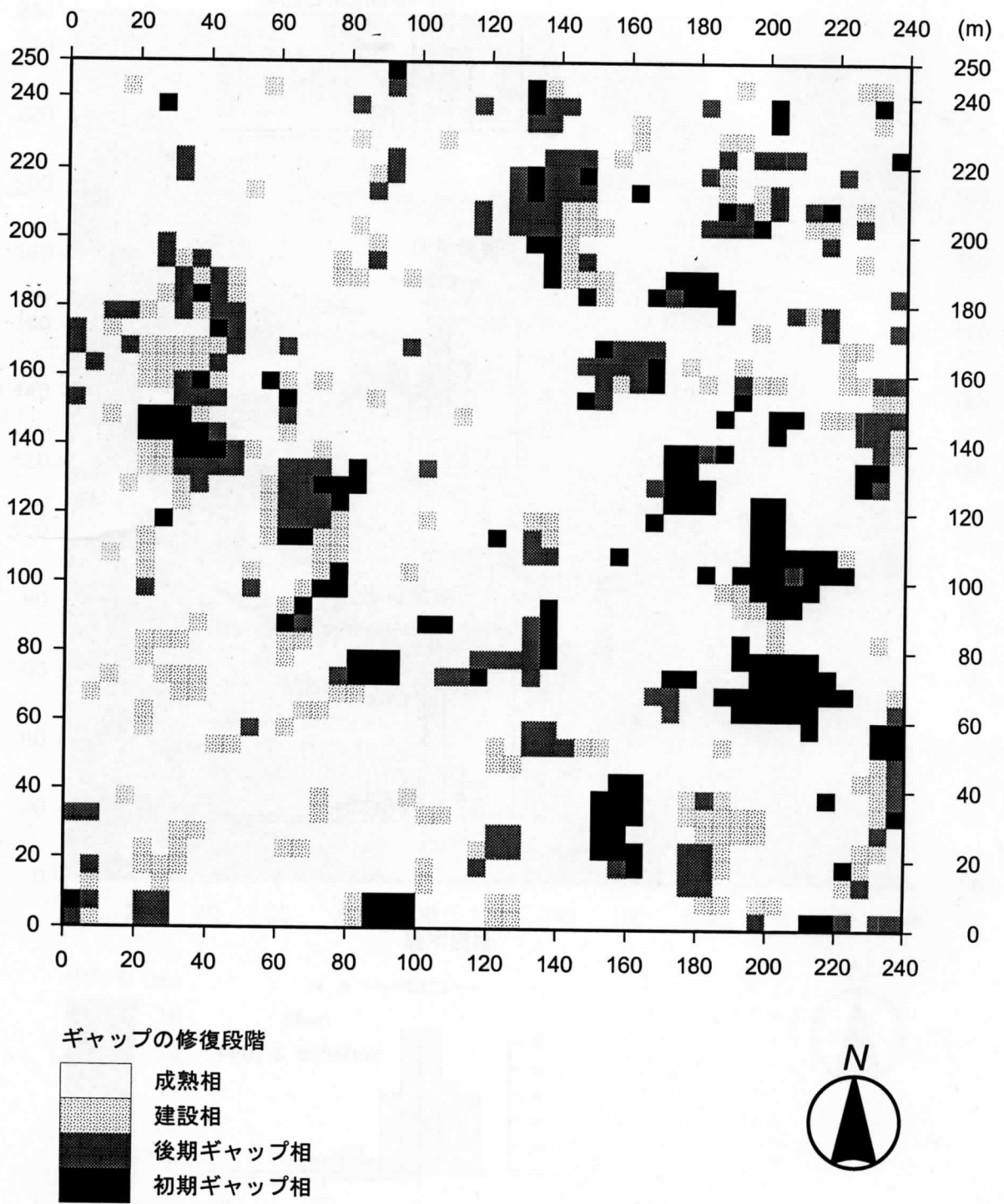


図 39 ギャップの修復段階の空間分布

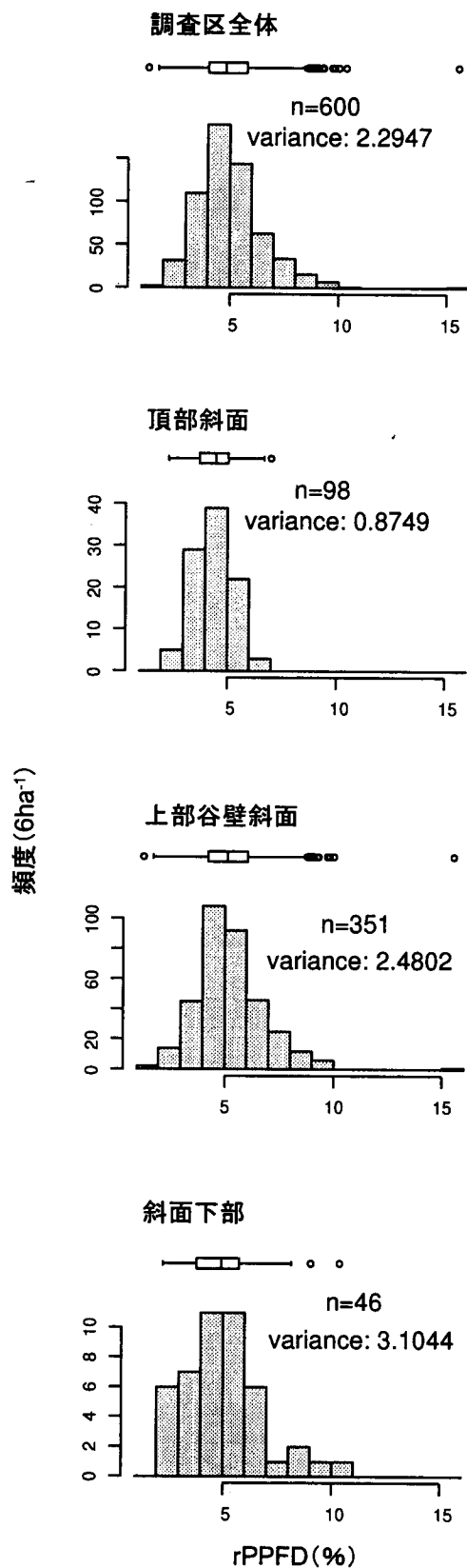


図 40 地形別の rPPFD の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

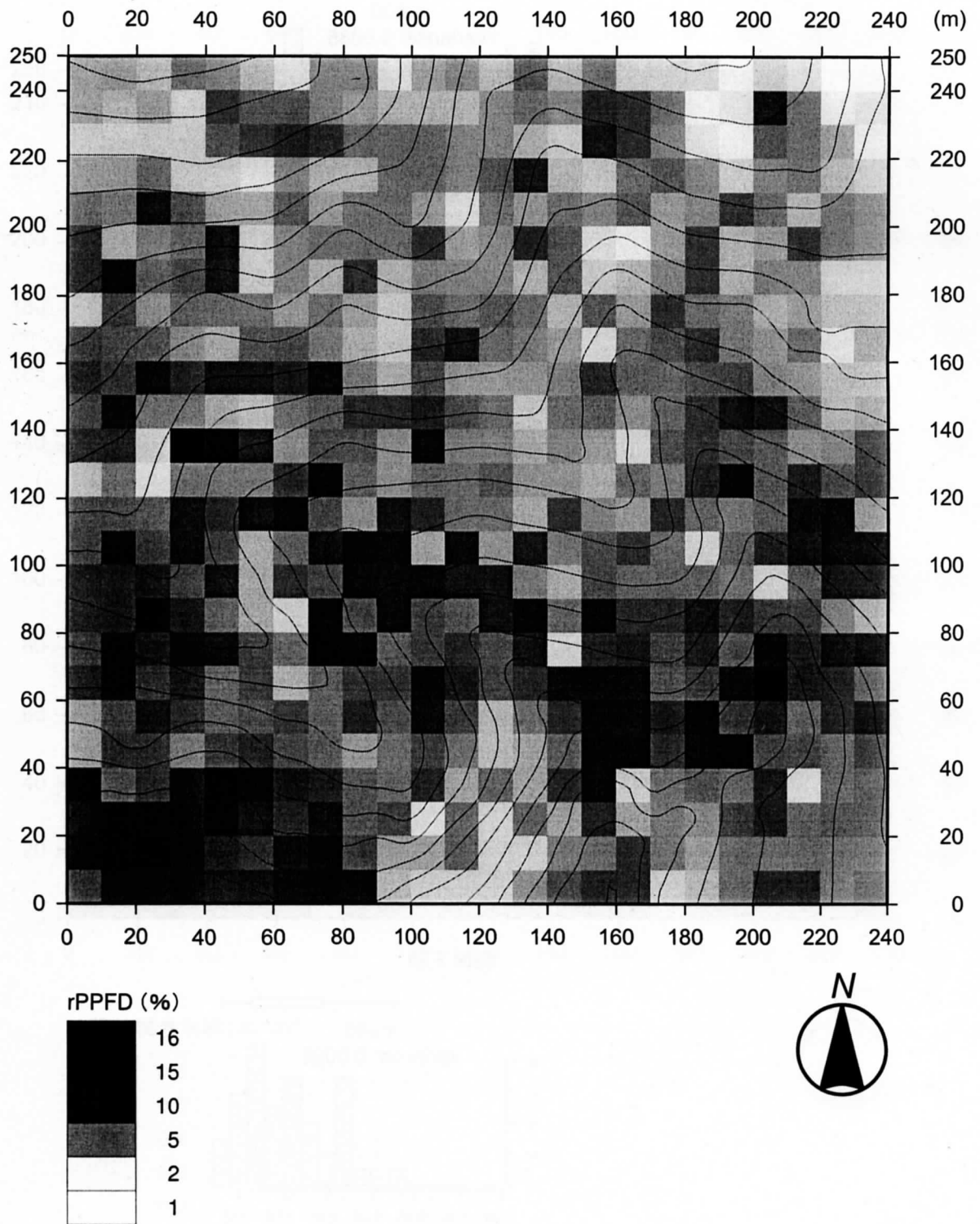


図 41 rPPFD の空間分布



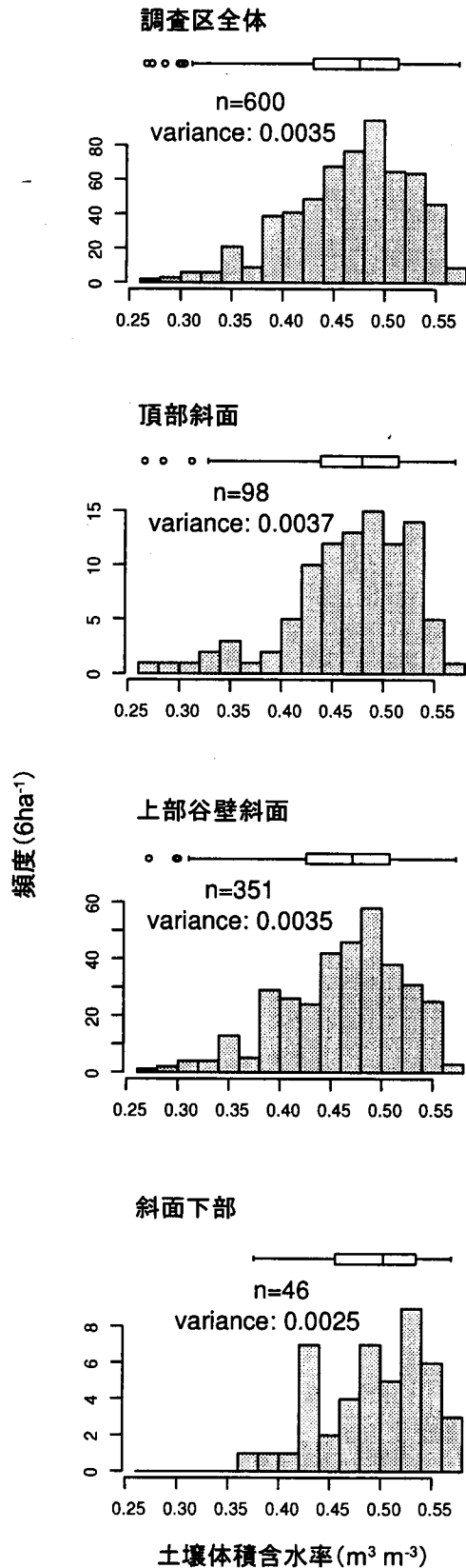


図 42 地形別の土壌体積含水率の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

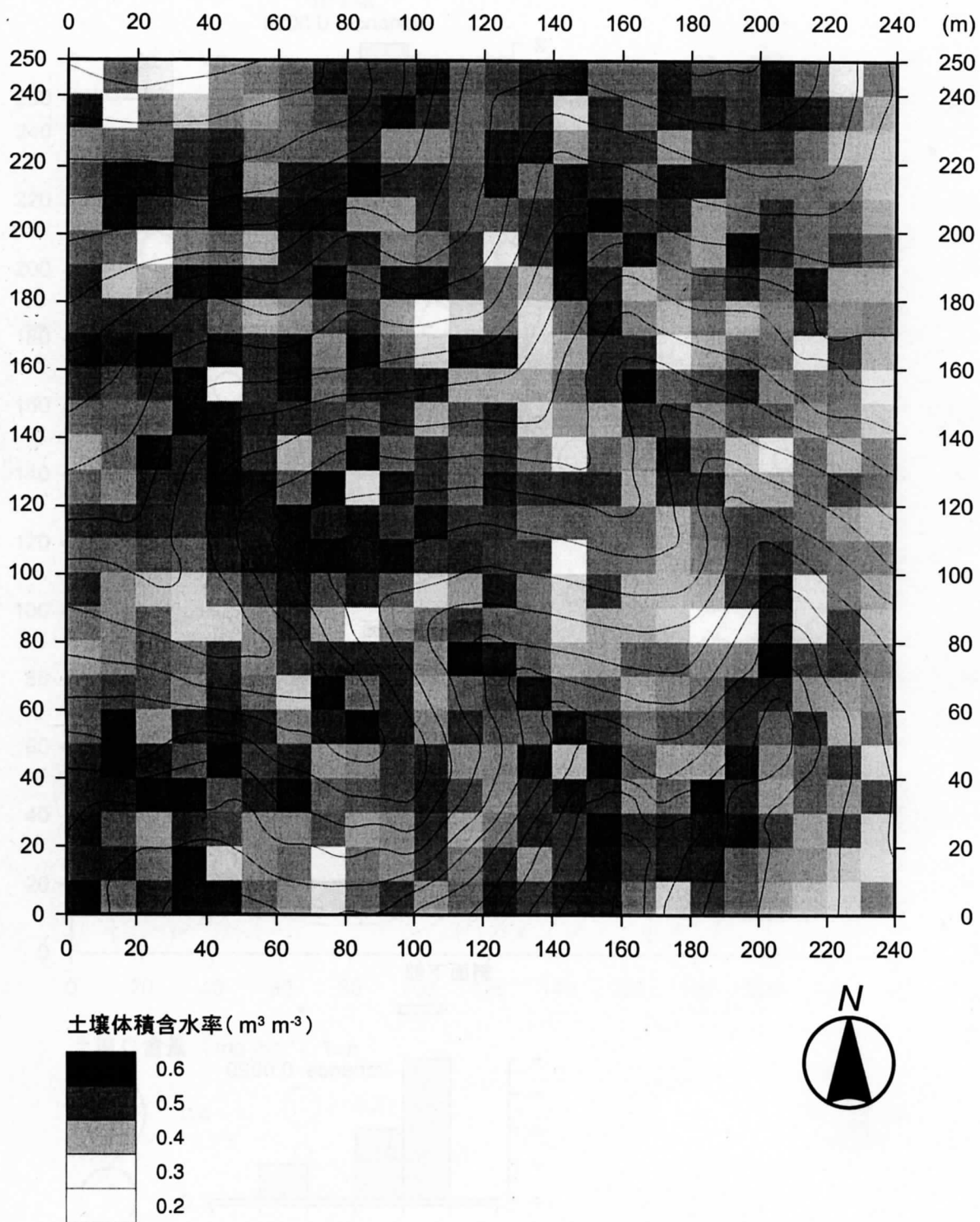


図 43 各  $10\text{m} \times 10\text{m}$  方形区における土壤体積含水率

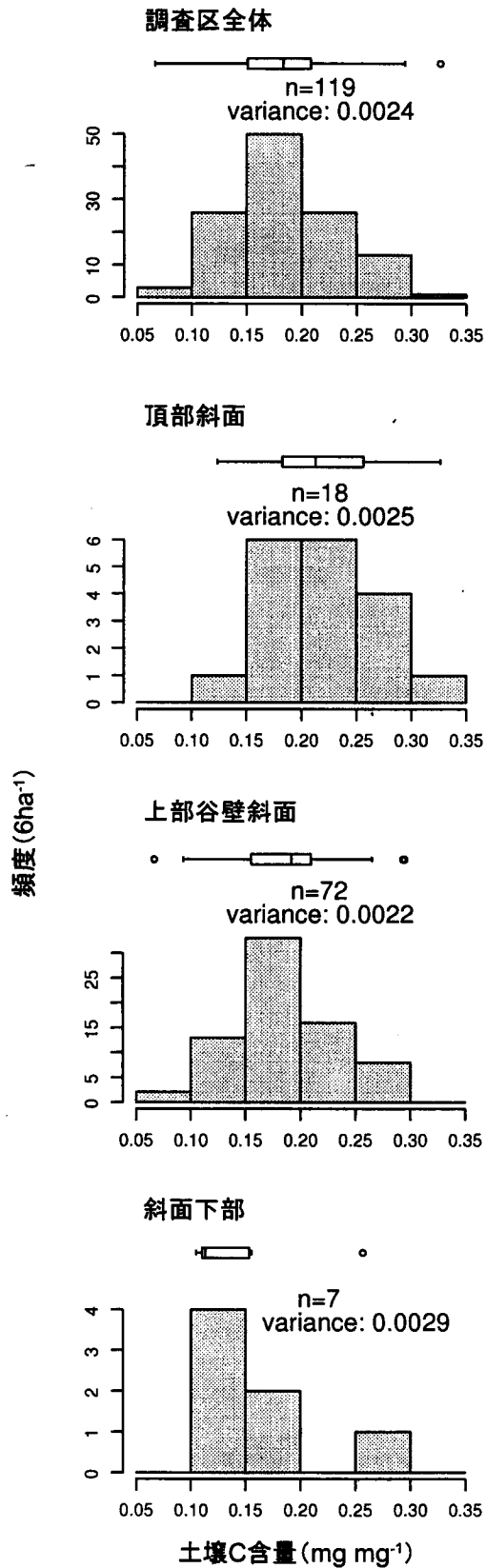


図 44 地形別の土壌 C 含量の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

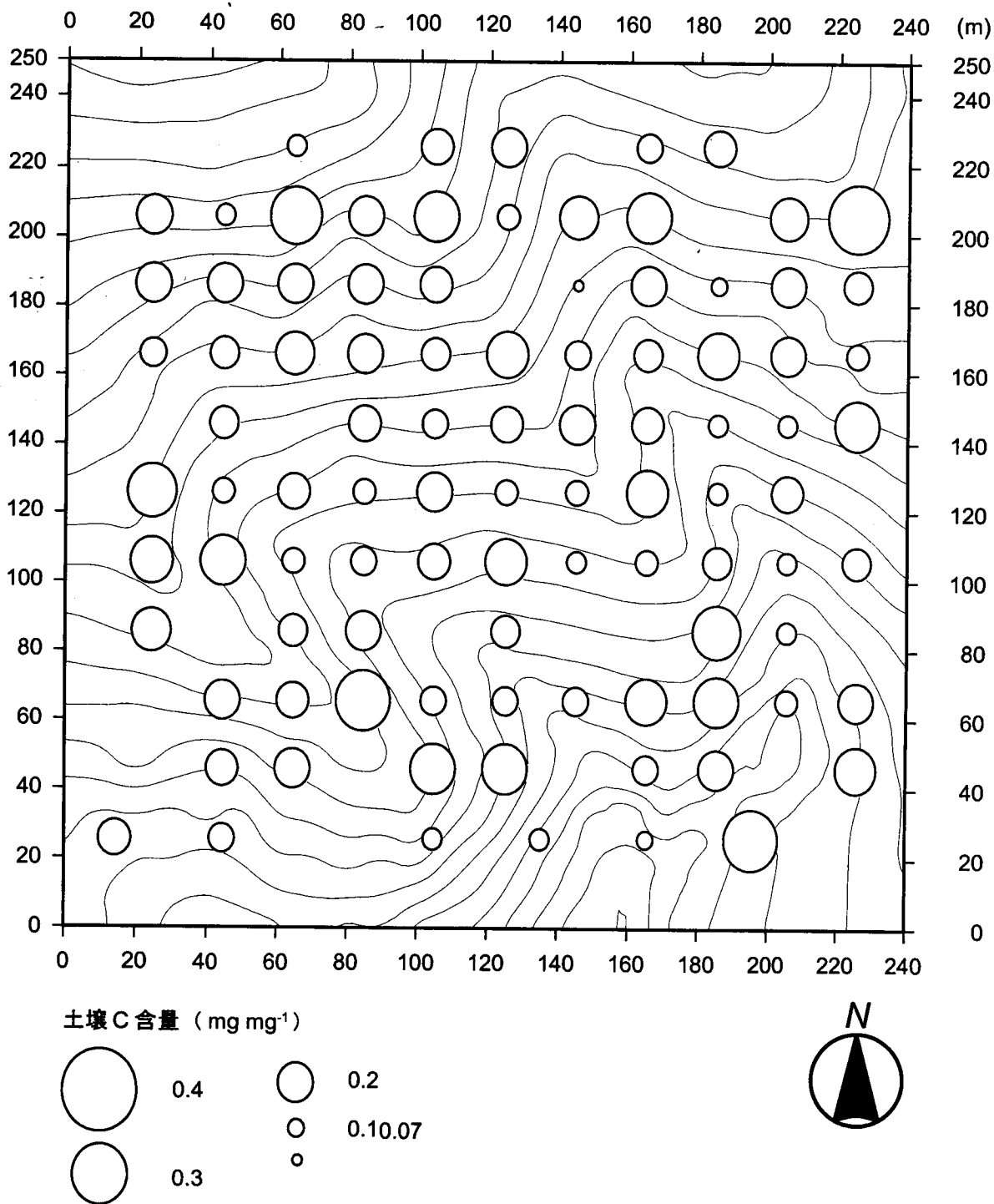


図 45 土壤C 含量の空間分布

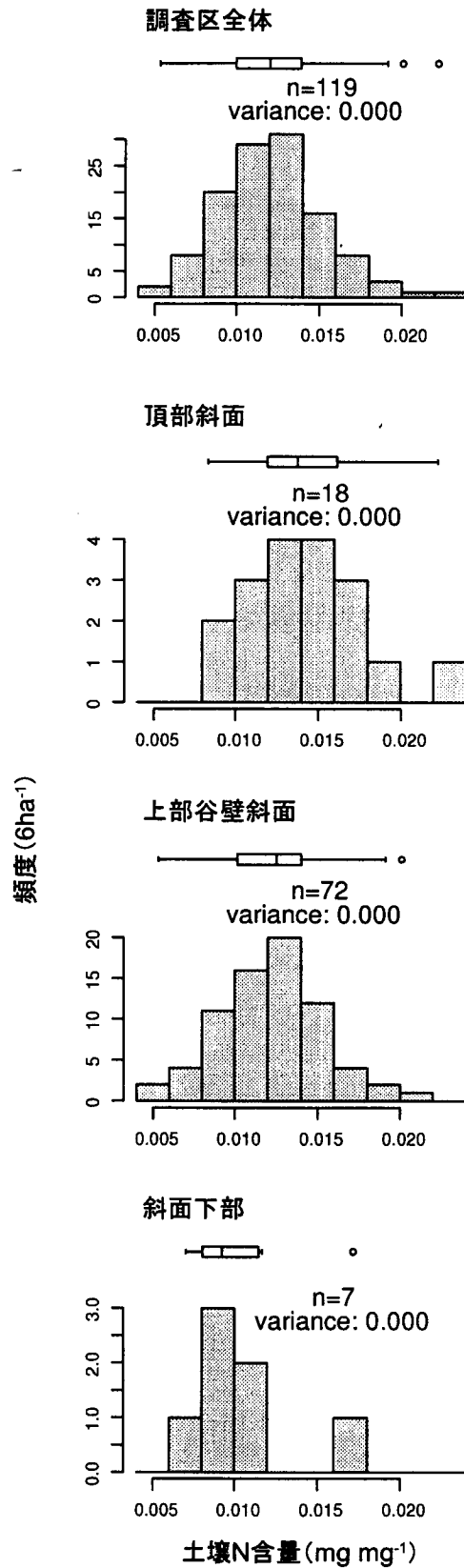


図 46 地形別の土壌 N 含量の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

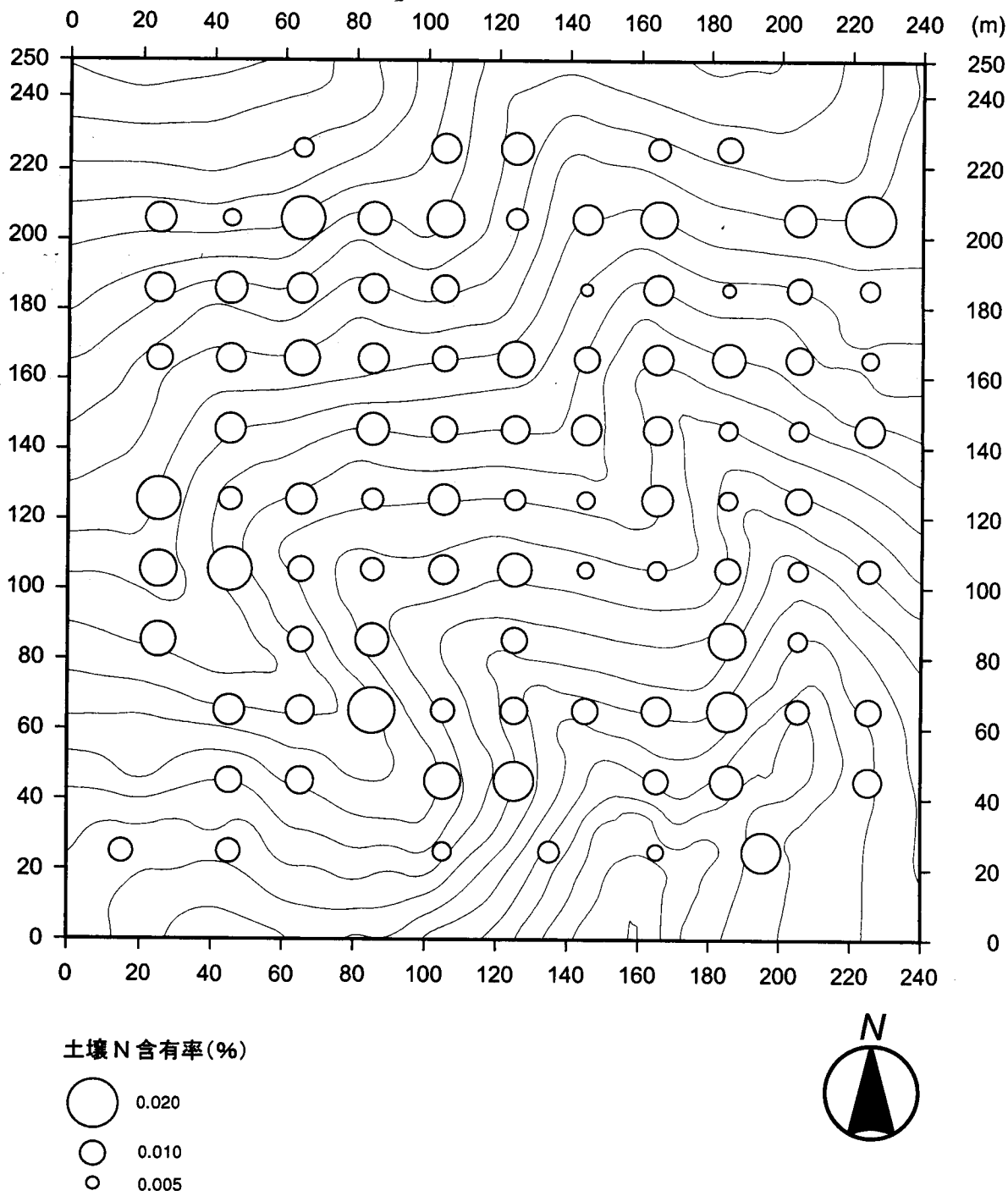


図 47 土壤N 含量の空間分布

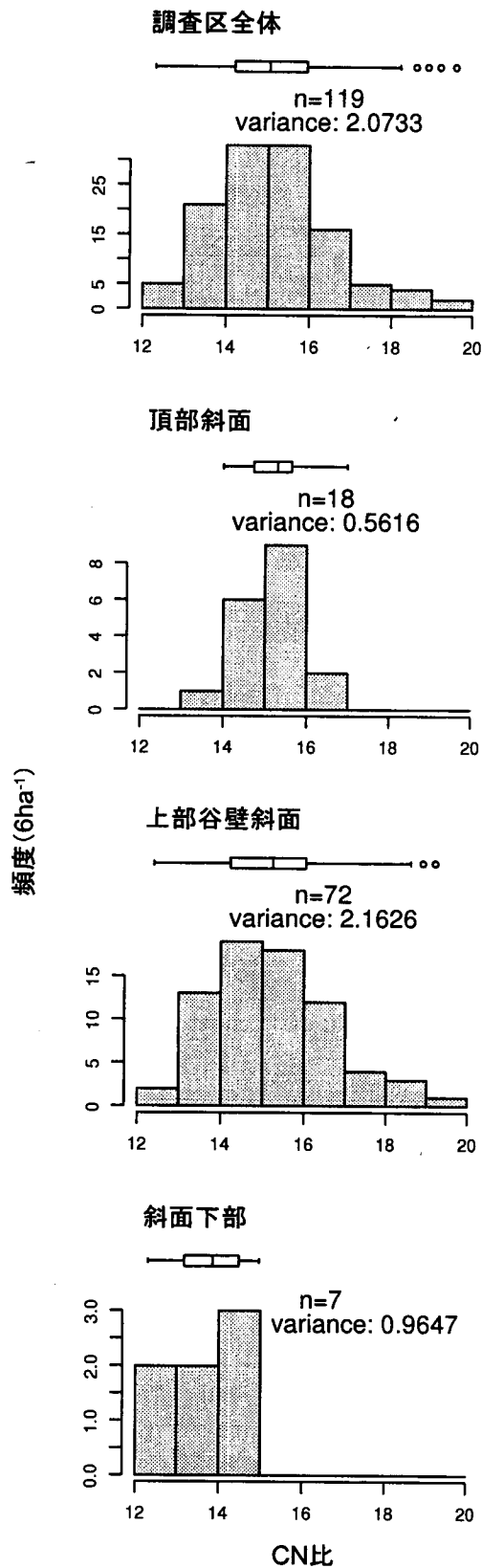


図 48 地形別の土壌の CN 比の頻度分布

各 10m × 10m 方形区における値を用いた。

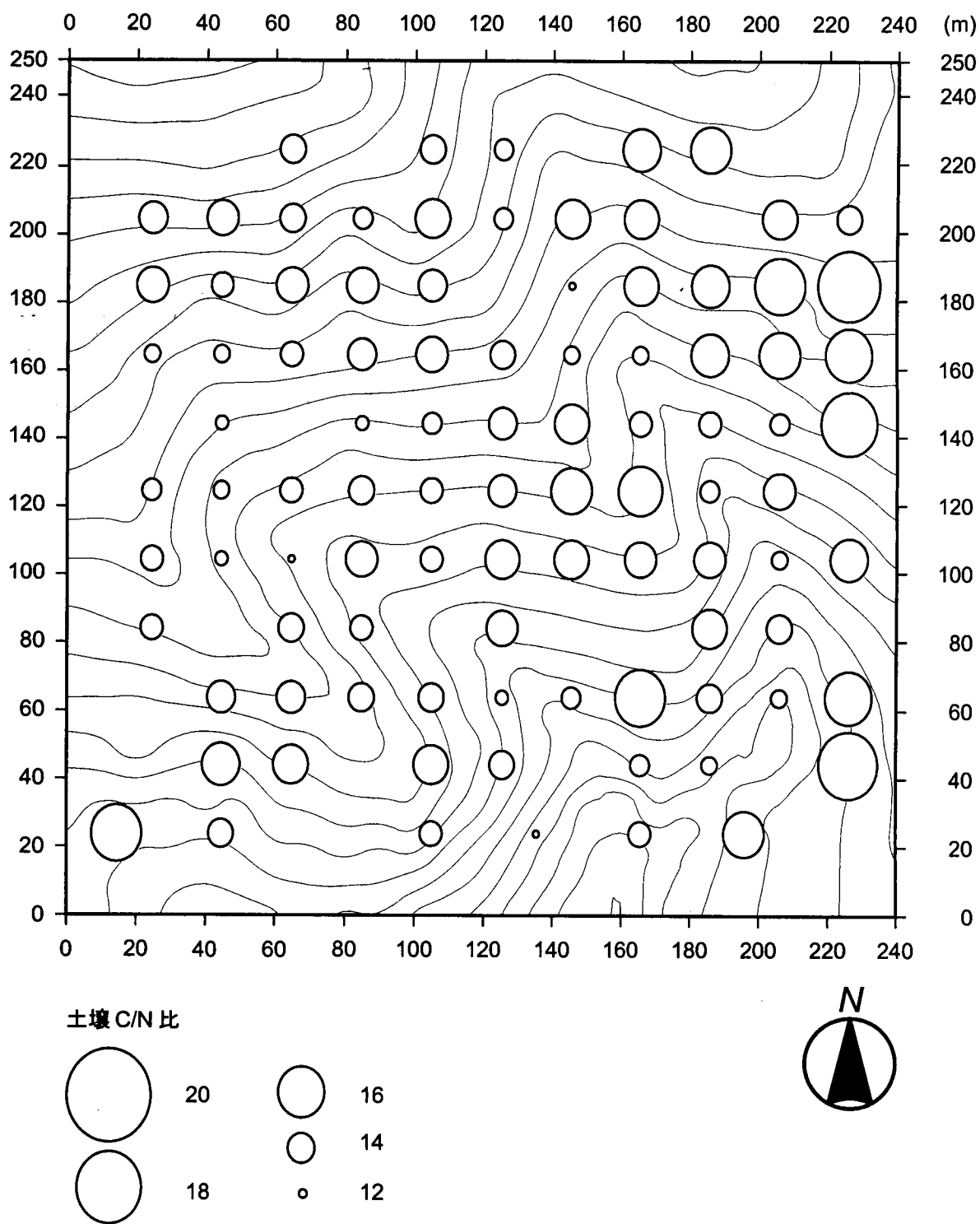


図 49 土壤の CN 比の空間分布



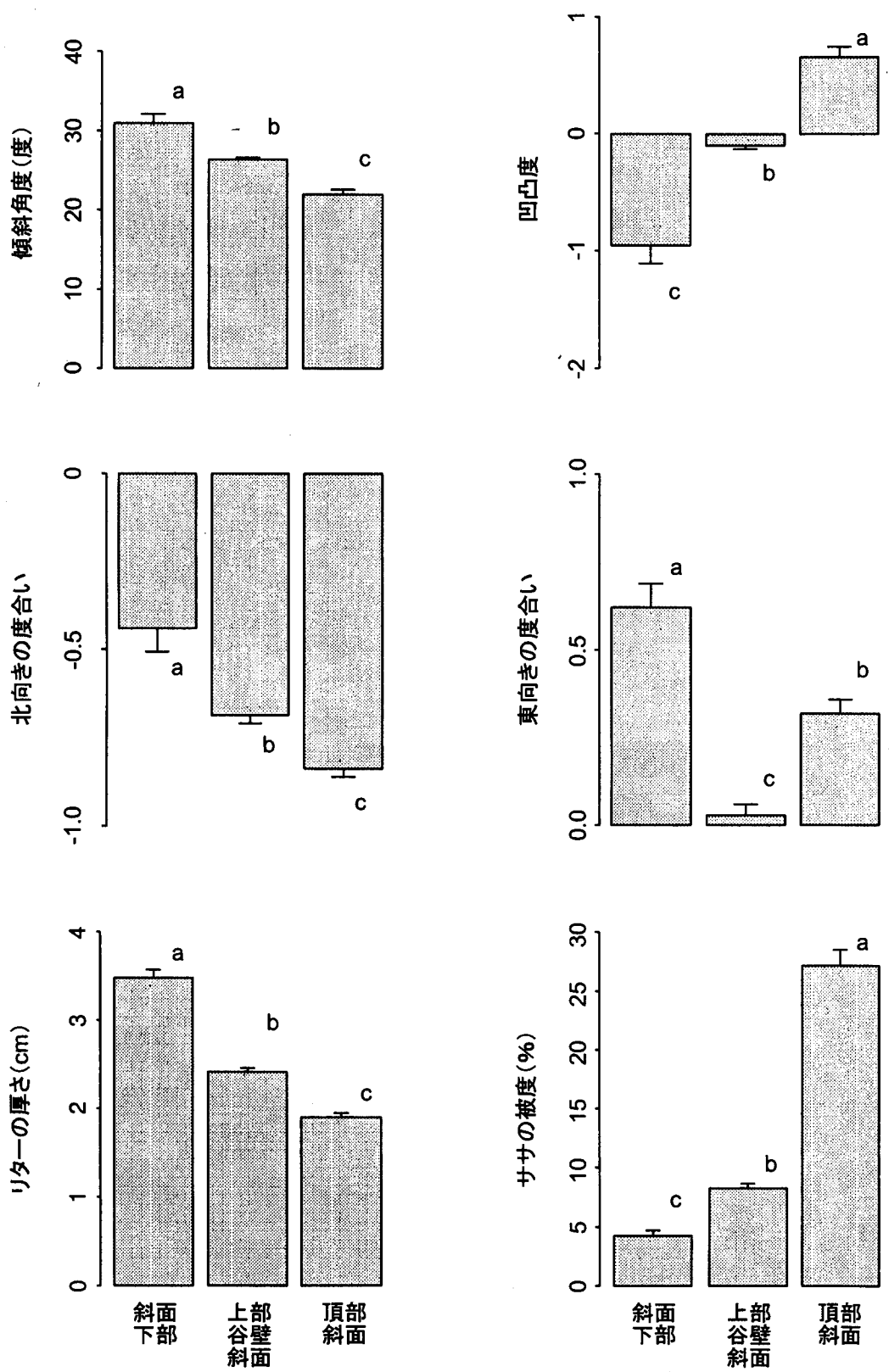


図 50 地形依存的な環境要因の違い

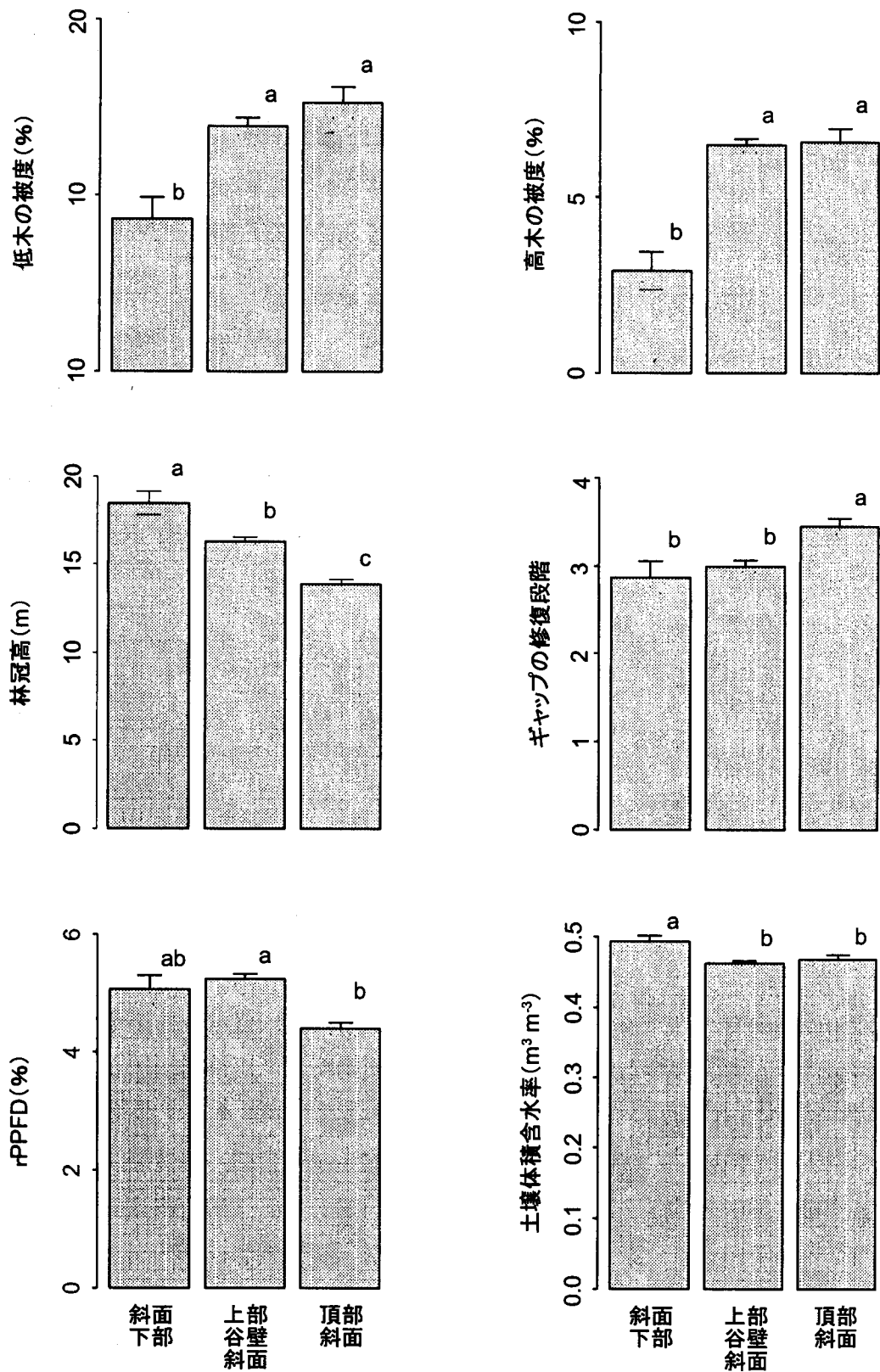


図 51 地形依存的な環境要因の違い

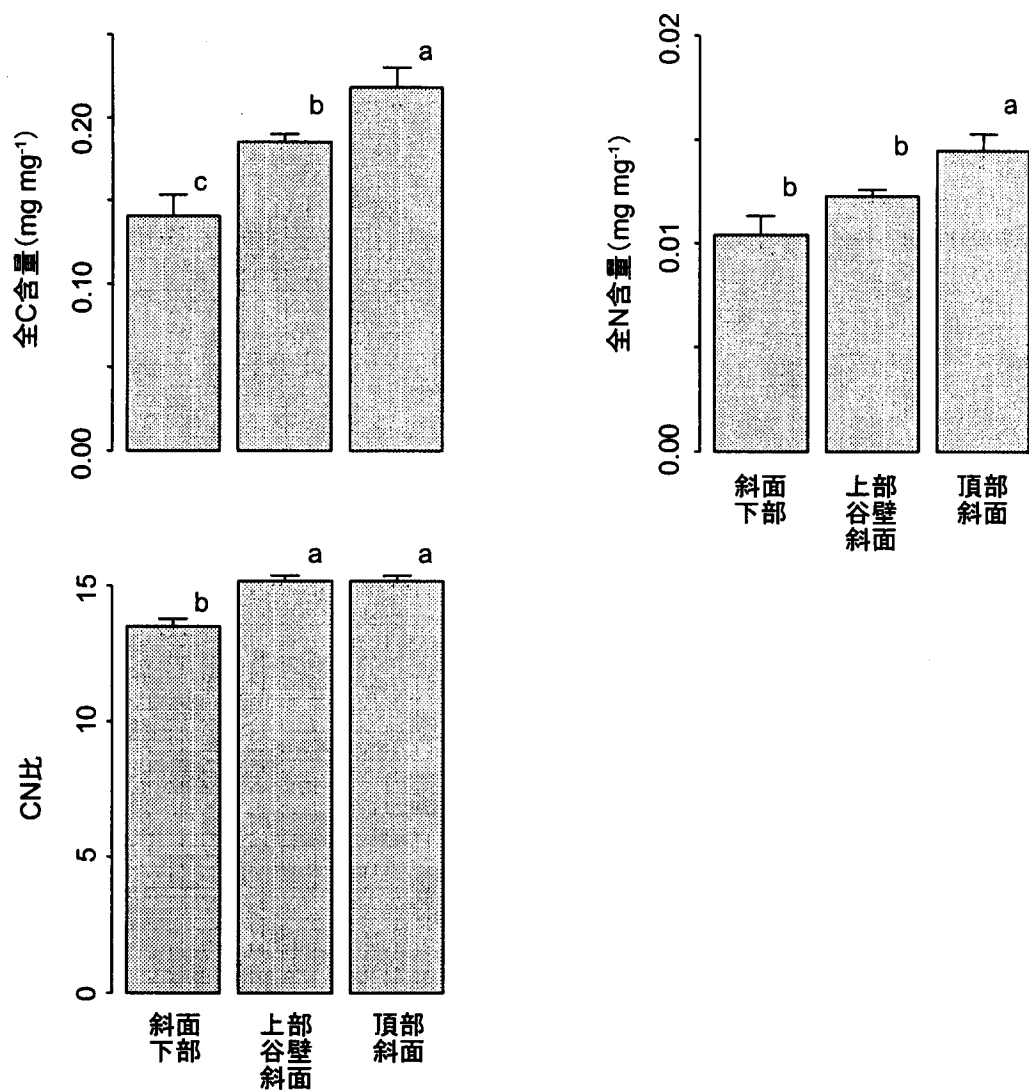


図 52 地形依存的な環境要因の違い

## 田村の地形区分と地形的な要因との関係

主成分分析を行った結果を表 5a・b と図 53 に示した。表 5 から、主成分軸 1 と 2 で全体の分散の 58 % を説明できたことが分かる。また、主成分軸 1・2 それぞれのうちわけを見ると、主成分軸 1 は田村の地形区分・比高・凹凸度の順に構成されており、主成分軸 2 は東向きの度合い・北向きの度合いで構成されていることが分かる（表 5a・b）。また、田村の地形区分は比高・凹凸度と成分の方向が似通っていることが読み取れる。

表 5 地形に関する各要因間の関係

a) 各主成分の寄与率

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Standard deviation	1.45	1.17	0.98	0.9	0.68	0.53
Proportion of variance	0.35	0.23	0.16	0.14	0.08	0.05
Cumulative proportion	0.35	0.58	0.74	0.88	0.95	1

b) 各主成分のうちわけ

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
傾斜角度	0.23	0.26	-0.87	-0.15	0.3	-0.08
北向き度	0.28	0.55	0.46	-0.29	0.55	0.13
東向き度	0.03	0.72	0.02	0.46	-0.44	-0.26
比高	-0.55	0.15	-0.12	0.47	0.34	0.57
凹凸度	-0.44	0.29	-0.08	-0.67	-0.42	0.29
田村の地形	-0.61	0.04	0.05	-0.11	0.34	-0.7

## 考察

本調査区には多様な木本種が生育しており、バイオマス・種数ともに相対的に低い位置にある沢沿いよりも尾根付近や南側斜面で高い値を示す傾向が見られた。これには、同様に地形依存的な変化を示す傾向にある各環境要因が影響しているものと考えられる。

主成分分析の結果から、田村の地形区分は比高や凹凸度という客観的で再現性のある指標を反映していると言えるだろう。また、地形の一側面を表すと考えられる斜面方位は田村の地形区分や比高・凹凸と直交に近い成分を持っていたことから、地形という要因には一意的でない複数の側面があることが示唆された。

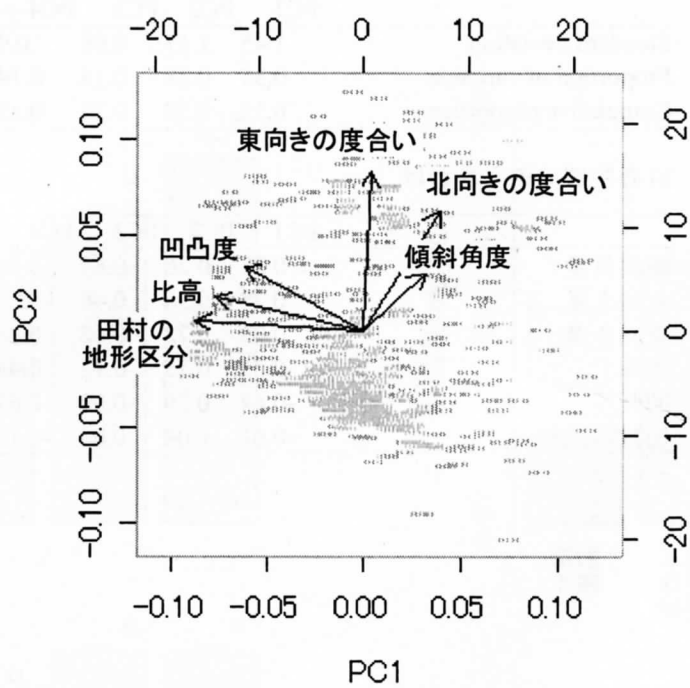


図 53 地形に関する各要因間の関係

### 第3章 複数の環境要因が群集構造に与える相対的影響度の評価

#### はじめに

樹木の生育や生残には多く環境要因が関わっていることはよく知られている。第2章ではこれらの環境、たとえば光量・水分・土壌の栄養塩量（N）などが地形に依存して大きく異なることが明らかになった。これら地形依存的な非生物的要因に加え、成木からの距離や他個体の密度など生物的な要因も樹木の成長・生存に大きく影響する。したがって、樹木の個体群動態ならびに群集の構造はこれらの複数の要因がどのようにまたどの程度影響して作用してできあがっているかを解析する必要がある。しかし、これまでは手法的な制限のため地形の不均一性が生態学的な勾配を生むメカニズムを提案することは困難だった。たとえば、地形依存的に生じる非生物的な環境の違いが樹木群集の生産性と種多様性に与える影響は幾層にも重なりあっている。また、操作実験を行うことなしに決定的な非生物的要因を特定するのは困難であった（Tanner *et al.* 1992）。さらに、多重共線性の問題のため重回帰の手法を用いた場合でもこうした相互作用の分析は不可能とされてきた。しかし、近年発展してきた SEM（Structural Equation Modeling、構造方程式モデリング）の手法を用い変数の階層分離を行うことでこうした問題を軽減することができる（Grace & Pugsek 1997）。

SEM は 1970 年代前半に因子分析やパス解析を統合した形で発展し、当初は軽量経済学や心理学の分野で使用された。近年では生態学への応用が始まっているが応用例は少ない（e.g. Johnson *et al.* 1991; Wesser & Armbruster 1991; Mitchell 1992; Walker *et al.* 1994; Grace *et al.* 2000）。

本章では、第2章で測定した樹木群集のデータと環境要因を分析に用いて冷温帯落葉広葉樹老齢林においてさまざまな環境要因が群集構造に与える影響や要因間の関係を明らかにしようと試みた。

## 方法

SEMによる分析に際して欠損値についてはLD (Lightwise Deletion) に基づいて処理した。これは欠損値を含む方形区のデータを分析から省くという手法である。本解析では全体で600方形区ある中の126方形区で得られたデータを用いた。SEMによる分析に先んじて、各10m×10m方形区で測定した全変数間の相関係数行列を作成した(表6、 $n=126$ )。この結果に基づき、他の変数と強い相関を示した変数を優先的にモデル内で使用した。

また、本解析では第2章で解析した要因に加え以下に述べる要因も加えて解析した。1つ目は周辺成木の種数で、これは2m×2m方形区の周囲30m四方に生育するDBH20cm以上の個体の種数とした。すなわち、周囲に生育する成木の種子散布の影響を見るものである(Taylor *et al.* 1990; Gough *et al.* 1994; Grace 1999)。したがって成木の種数から小サイズクラスの種数へのパスを想定した。2つ目はリターの影響である。ほとんどの植物群集ではリターの厚さが特に小種子を持つ種の発芽を抑制することが知られているため(Xiong & Nilsson 1999; Facelli & Pickett 1991)、リターの厚さから小サイズクラスの種数・バイオマスへのパスを想定した。また、被覆による被陰はほとんどの種で発芽と実生の生存の両方に影響するという報告があるため(Tilman 1993)、大サイズクラスのバイオマスから下層植生の被度へのパスと下層植生の被度から小サイズクラスの種数・バイオマスへのパスを想定した。植生から土壌の状態への影響は非常に長期的な期間で生じるため(Pauker & Seastedt 1996)、大サイズクラスのバイオマス・種数から土壌の資源量へのパスはモデルの簡素化のためにも組み込まなかった。

分析はR (R Development Core Team 2003、バージョン2.0.0) 上でsemパッケージ(Fox 2005、バージョン0.9-0)を用いて行った。

## 結果

SEMによる分析を行った結果を図54に示した。

モデルと観察値とのずれの指標である $\chi^2$ 値は151.6、自由度は58、 $\chi^2$ 値をサンプル数で補正した値であるRMSEA (Root Mean Square Error of Approximation) は0.1136、モデル間の相対的な適合度を示すBIC (Bayesian Information Criterion、ベイズ情報量基準) は-277.72であった。

潜在変数である「地形」から比高へのパス係数は0.21、「地形」から凹凸へのパス係数は0.47であり、凹凸の方が強く地形を反映していた。

潜在変数である「地形」から環境要因へのパスについては大サイズ個体のバイオマスへと向かうパスの係数が0.76と最も大きく、次いで大サイズの種数へのパス係数が0.61と

表6 全ての変数間の相関係数

	大サイズのバイオマス	大サイズのバイオマスの種数	中サイズのバイオマス	中サイズのバイオマスの種数	小サイズのバイオマス	小サイズのバイオマスの種数	傾斜角	北向き度合い	東向き度合い	凹凸度	リターの厚さ	ササの総度	低木の総度	高木の総度	林冠高	ギャップの修復段階	rPPD	土壌体積含水率	土壌C含量	土壌N含量	C/N比
大サイズのバイオマス	1.00**																				
大サイズのバイオマスの種数	0.20*	1.00**																			
中サイズのバイオマス	-0.13	0.25*	1.00**																		
中サイズのバイオマスの種数	0.00	0.15	0.58**	1.00**																	
小サイズのバイオマス	-0.10	0.04	0.15	0.20*	1.00**																
小サイズのバイオマスの種数	-0.12	0.01	0.41**	0.53**	0.30**	1.00**															
傾斜角	-0.07	0.00	-0.19	-0.16	-0.12	-0.15	1.00**														
北向き度合い	-0.01	-0.39**	-0.09	-0.27**	-0.18	-0.11	0.19	1.00**													
東向き度合い	-0.05	-0.15	-0.15	-0.42**	-0.17	-0.24*	0.12	0.54**	1.00**												
比高	-0.05	0.31**	0.01	-0.07	-0.09	0.02	-0.19	0.15	0.22*	1.00**											
凹凸度	0.08	0.35**	0.20*	0.05	0.04	0.02	0.14	0.27**	0.34**	0.22*	1.00**										
リターの厚さ	-0.11	-0.39**	-0.10	-0.08	-0.15	-0.17	0.28**	0.10	0.11	-0.56**	-0.30**	1.00**									
ササの総度	0.04	0.11	0.17	0.21*	-0.01	-0.06	-0.15	-0.09	0.20*	0.14	-0.23*	1.00**									
低木の総度	-0.09	-0.10	0.06	0.07	-0.06	0.12	0.06	-0.04	-0.19	0.14	-0.08	-0.09	-0.09	1.00**							
高木の総度の総度	0.05	-0.07	-0.13	0.08	0.07	0.21*	-0.13	-0.26*	-0.19	0.25*	-0.05	-0.22*	0.20*	0.20*	1.00**						
林冠高	0.14	-0.24*	-0.03	0.03	-0.12	-0.01	0.01	0.19	-0.06	-0.42**	-0.12	0.24*	-0.12	-0.06	-0.17	1.00**					
ギャップの修復段階	0.11	0.20	-0.05	-0.10	-0.03	-0.13	-0.17	0.04	0.20	0.19	0.19	-0.21*	-0.02	0.00	-0.12	0.17	1.00**				
rPPD	0.03	-0.19	-0.18	0.01	0.08	0.01	-0.10	-0.16	-0.18	-0.29**	-0.31**	0.27**	-0.09	0.11	0.08	0.13	-0.02	1.00**			
土壌体積含水率	-0.27**	-0.05	-0.04	-0.10	-0.01	-0.07	-0.04	-0.07	0.00	0.18	0.01	0.01	0.01	0.08	-0.10	-0.19	0.08	-0.12	1.00**		
土壌C含量	0.16	0.12	0.01	0.01	0.10	0.01	0.01	0.22*	0.08	0.12	0.36**	-0.14	0.25*	0.10	-0.10	0.04	0.19	-0.08	-0.11	1.00**	
土壌N含量	0.15	0.09	-0.05	-0.13	0.07	-0.05	0.07	0.27**	0.24*	0.15	0.29**	-0.07	0.15	0.01	-0.18	0.04	0.19	-0.06	-0.04	0.94**	1.00**
C/N比	0.05	0.12	0.17	0.37**	0.10	0.17	-0.22*	-0.15	-0.44**	-0.02	0.22*	-0.26*	0.34**	0.20	0.22*	0.02	-0.10	-0.21*	0.28**	-0.05	1.00**

\*\* $p<0.05$ ; \*\* $p<0.01$



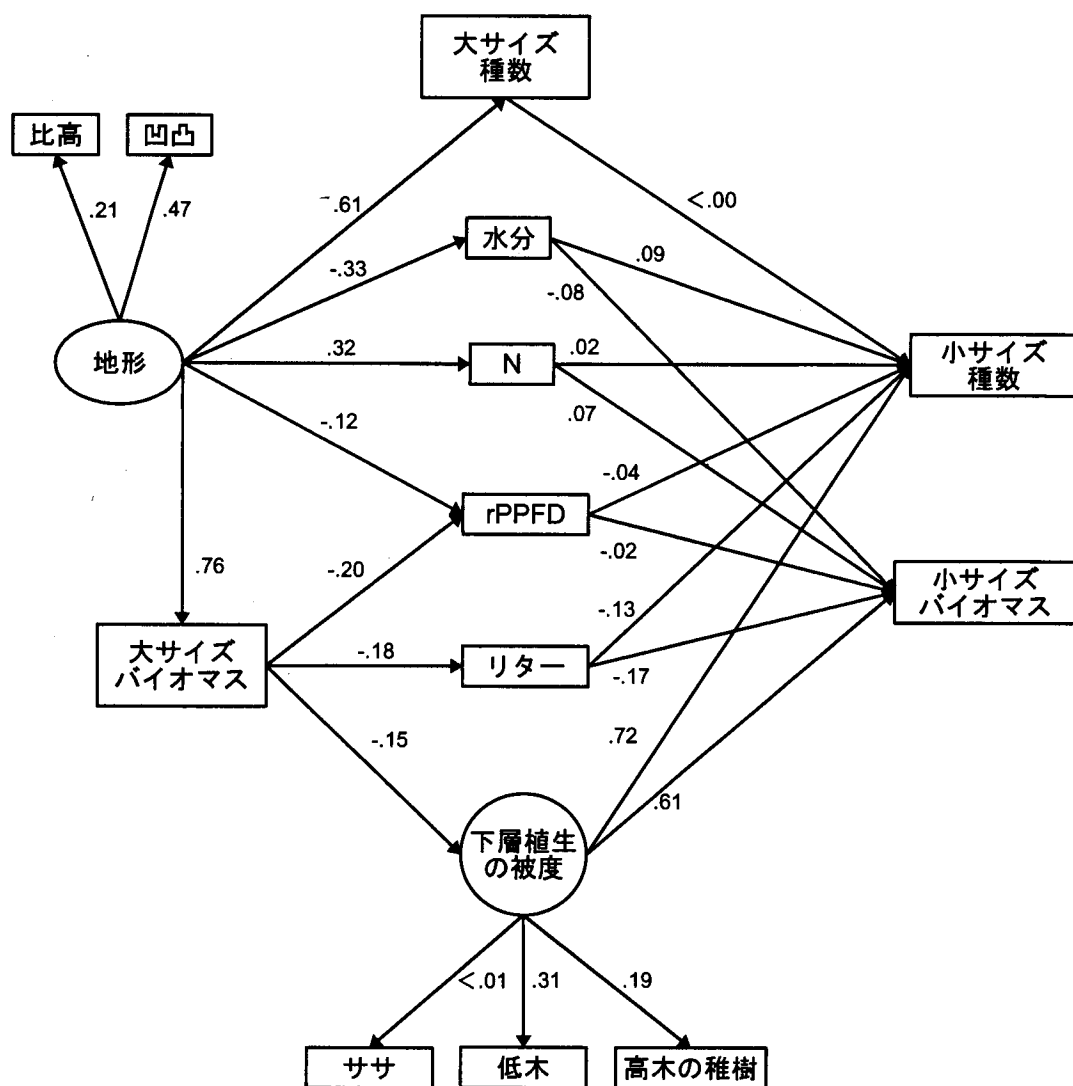


図 54 SEM の結果

なった。大サイズ個体のバイオマスからリターへのパス係数は -0.18、下層植生の存在量へのパス係数は -0.15 であった。どちらも負の値であり影響力の大きさは同程度だった。大サイズバイオマスを経た地形の間接効果はリターへの影響が -0.1368、下層植生の存在量への影響が -0.114 であり、地形と下層植生の存在量との関係としては図 51 とは異なる結果となった。

下層植生の存在量からササ・低木・高木へのパス係数はそれぞれ 0.00、0.31、0.19 となっており、潜在変数である「下層存在量」は低木の被度、次いで高木の被度によって最もよく特徴付けられ、ササの被度はほとんど反映されていない。

環境要因として小サイズクラスの種数に与える影響が最も大きいのは下層の存在量であり、パス係数は 0.72 であった。次に影響の大きい要因はリターであり、パス係数は -0.13 であった。以降は土壌水分 (0.09)、rPPFD (-0.04)、土壌 N 含量 (0.02)、大サイズ個体

の種数 ( $< 0.01$ ) の順で影響を与えていた。

環境要因として小サイズクラスのバイオマスに与える影響が最も大きいのは下層の存在量であり、パス係数は 0.61 であった。次に影響の大きい要因はリターであり、パス係数は -0.17 であった。以降は土壌水分 (0.08)、土壌 N 含量 (0.02)、rPPFD (-0.04) の順で影響を与えていた。

## 考察

本章では、地形・環境要因・群集パラメータを用いて行った SEM により、地形が非生物的要因・生物的要因を経由して小サイズクラスのバイオマス・種数に与える経路をモデルとして提示することができた。

小サイズクラスの種数・バイオマスへの影響に関してはともに下層植生の存在量の影響が大きく、次いでリターの厚さの影響が大きいという結果が得られた。土壌水分や土壌 N 含量、rPPFD という非生物的環境要因よりも生物的要因の方が大きく影響していたと言える。ただし、大サイズ個体の種数から小サイズクラスの種数への影響はほとんど見られず、上層の種組成に依存した種子散布の影響は見られなかった。

下層植生の存在量から小サイズクラスの種数へのパス係数が 0.72、小サイズクラスのバイオマスへのパス係数が 0.61 とともに正の値を示していることから、低木や高木の存在量が多い場所では小サイズクラスの定着が起りやすいと考えられる。下層植生の存在量が多い場所では何らかの資源量が豊富であるためと考えられるが、土壌水分・N 含量、rPPFD の影響は小さいため、これら以外の要因が影響しているか、あるいは本研究で用いた測定方法では実際の資源量をうまく測定できていなかった可能性が考えられる。

リターは種子発芽を物理的に阻害し、特に種子サイズ依存的に阻害の程度が決まることが知られている。本研究の結果ではリターから小サイズクラスの種数・バイオマスへのパス係数はそれぞれ -0.13、-0.17 と負の値を示しており、リターが厚く堆積している場所では種子の小さな種は発芽できず、その結果種数が現象したものと考えられる。また、同様にして小サイズクラスのバイオマスも減少した可能性が考えられる。

大サイズ個体のバイオマスは斜面下部で少なく上部谷壁斜面と頂部斜面で多く (図 19)、大サイズ個体のバイオマスが多くなるにしたがって落葉の量も増える、つまりリターも斜面下部で少なく上部谷壁斜面と頂部斜面で多いと予想した。しかし SEM の結果では大サイズ個体のバイオマスからリターへのパス係数は負の値を示した。また、図 50 ではリターは斜面下部で多く頂部斜面で少ない。本調査地では沢沿い (斜面下部) にトチノキやブナが優占しており、一方上部谷壁斜面や頂部斜面ではミズナラやクリが優占している。

このことから、大サイズ個体のバイオマスよりは大サイズ個体の種組成により強く影響を受けリターの量が決まるのではないかと考えられる。

## 第4章 総括

本研究では、冷温帯落葉広葉樹老齡林に設置した大面積試験地において地形を反映していると考えられる複数の要因を調査し、複数の非生物的・生物的な環境要因および群集構造の地形依存的な違いを詳細に記載した。本調査区における地形を反映している主な要因は比高・凹凸によるものと斜面方位によるものの2つの成分に分けられることを明らかにした。

本調査区では非生物的・生物的要因によって多様な環境が生じており、すべての要因が地形依存的な違いを示し群集構造も同様に地形依存的な違いを示していた。本調査区では、6ha というスケールにおいて地形の差異を源としたニッチェ分化が生じており、これによって $\beta$ 多様性が生じていると考えられる。

本研究では、SEM という統計手法を用いることにより地形依存的に生じている環境の変化が最終的に生産性や種多様性にどのような経路で寄与しているかを推定し、各経路を通じた影響力を相対的に推定することができた。

本研究では最終的な目的変数として実生・稚樹段階の群集構造を設定した。そのため、大サイズクラスにおける群集構造やそれぞれの種の個体群構造と環境要因の関係を明らかにするにはデータが不十分である。たとえば土層の厚さやより深い土層の水分含量や林冠層での光量などは本研究では測定していない。因果モデル全体の説得力を高めるには因果関係の経路を補完するためこうした要因についても調査・解析を行う必要がある。また、種多様性維持機構に関する仮説の検証は現在のところ個別に行われているが、それぞれのメカニズムの重要度を相対的に比較する必要があると考えられる。

## 引用文献

- Adams, D.E. & Anderson, R.C. (1980) Species response to a moisture gradients in central Illinois forests. *American Journal of Botany*, **67**, 381–392.
- Baillie, I.C., Ashton, P.S., Court, M.N., Anderson, J.A.R., Fitzpatrick, E.A. & Tinsley, J. (1987) Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on Tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, **3**, 201–220.
- Basnet, K. (1992) Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica*, **24**, 31–42.
- Butler, J., Goetz, H. & Richardson, J.L. (1986) Vegetation and soil-landscape relationships in the North Dakota Badlands. *American Midland Naturalist*, **116**, 378–386.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Read, J.M. (1998) Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, **86**, 101–112.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2662–2675.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57**, 1–32.
- Fox, J. (2005) *The sem Package*. Version 0.9-0. <http://www.r-project.org>, <http://www.socsci.mcmaster.ca/jfox/>.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Copyright ©1999: Simon Fraser University, Burnaby, British. <http://www.ecostudies.org/gla/>.
- Gough, L., Grace, J.G. & Taylor, K.L. (1994) The relationship between species richness and community biomass – the importance of environmental variables. *Oikos*, **70**, 271–279.

- Grace, J.B. & Pugsek, B.H. (1997) A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *American Naturalist*, **149**, 436–460.
- Grace, J.B. (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assesment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**, 1–28.
- Grubb, P.J. (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecological Systems*, **8**, 83–107.
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M. & Oono, K. (1996) Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research*, **11**, 325–337.
- Harms, K., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat association of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Ishizuka, S., Tanaka, S., Sakurai, K., Hirai, H., Hirotsu, H., Ogino, K., Lee, H.S. & Kendawang, J.J. (1998) Characterization and distribution of soils at Lambir Hills National Park in Sarawak, Malaysia, with special reference to soil hardness and soil texture. *Tropics*, **8**, 31–44.
- Kubota, Y., Murata, H. & Kikuzawa, K. (2004) Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *Journal of Ecology*, **92**, 230–240.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S. & Peralta, R. (1985) Small-scale altitudinal variation in lowland tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, **73**,
- Newbery, D.M., Campbell, E.J.F., Proctor, J. & Still, M.J. (1996) Primary lowland dipterocarp forest at danum valley, sabah, malaysia. Species composition and patterns in the understorey. *vegetatio*, **122**, 193–220.
- Pauker, S.S. & Seastedt, T.R. (1996) Effects of mobile tree islands on soil carbon storage in tundra ecosystems. *Ecology*, **77**, 2563–2567.
- Peet, R.K. (1981) Forest vegetation of the Colorado Front Range. *Vegetatio*, **45**, 3–75.

- Phillips, O.L., Nunez, P., Lorenzo, A., Pena, A., Chuspe, M.-E., Galiano, W. *et al.* (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R. & Nunez, P. (1999) Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, **80**, 2651–2661.
- R Development Core Team (2004) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Rennolls, K. & Laumonier, Y. (2000) Species diversity structure analysis at two sites in the tropical forest of Sumatora. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 253–270.
- Svenning, J. (1999) Microhabitat specialization in a species-rich palm community in amazonian ecuador. *Journal of Ecology*, **87**, 55–65.
- Takyu, M., Aiba, S. & Kitayama, K. (2002) Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, **159**, 35–49.
- Tanner, E.V.J., Kapos, V. & Franco, W. (1992) Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology*, **73**, 78–86.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. (1990) On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, **58**, 235–250.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**, 718–720.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Tilman, D. (1993) Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology*, **74**, 2179–2191.
- Tokeshi, M. (1999) *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Scientific, Oxford.

- Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Cañas, G. (2003b) Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, **13**, 352–371.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. & Sarmiento, A. (2003a) Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, **91**, 743–756.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. & Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, **92**, 214–229.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **88**, 464–478.
- Weiher, E., Forbes, S., Schauwecker, T. & Grace, J.B. (2004) Multivariate control of plant species richness and community biomass in blackland prairie. *Oikos*, **106**, 151–157.
- Whittaker, R.H. (1956) Vegetation of the great smoky mountains. *Ecol. Monographs*, **26**, 1–80.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Xiong, S. & Nilsson, C. (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, **87**, 984–994.
- Yanagisawa, N. & Fujita, N. (1999) Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecological Research*, **14**, 165–177.
- 飯泉茂・大柳雄彦・平吹喜彦・高取知男・郷右近勝夫・立花繁信・宮城豊彦・竹原明秀・渡辺義汎・高橋雄一 (1992) 一桧山・田代県自然環境保全地域 (一桧山地域) . 「一桧山・田代県自然環境保全地域 学術調査報告書」 . 宮城県保健環境部環境保全課.
- 大井次三郎 (1992) 「新日本植物誌顕花編 改訂版」 . 至文堂, 東京.
- 田村俊和 (1990) ミクロな自然環境要素のとりえ方. 松井健, 武内和彦, 田村俊和 (編) 「丘陵地の自然環境—その特性と保全—」 . 古今書院, 東京. 47–54.



本報告書収録の学術雑誌等発表論文は本ファイルに登録しておりません。なお、このうち東北大学在籍の研究者の論文で、かつ、出版社等から著作権の許諾が得られた論文は、個別に **TOUR** に登録しております。